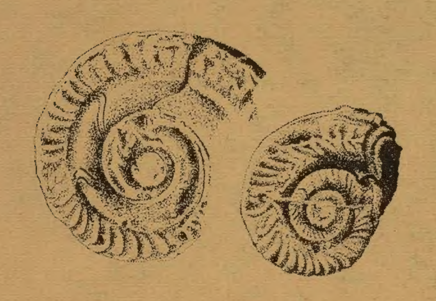
HALIOTIS



1976 · VOL · 6



COLLOQUE DE DIJON - mars 1975

POLYMORPHISME ET DIMORPHISME CHEZ LES MOLLUSQUES FOSSILES ET ACTUELS

TROISIÈME CONGRÈS DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE juin 1975

Publié par la Société Française de Malacologie

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 Janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation est de 50 F pour les personnes physiques (non étudiants), de 30 F pour les étudiants et de 100 F pour les personnes morales (Laboratoires, Bibliothèques, Librairies, Sociétés ...). Il est payable par mandat ou chèque à l'ordre de la "Société Française de Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 Paris" (C.C.P.30 387 66 - La Source).

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an), 2°) le bulletin "ELONA" (1 numéro par an), 3°) des circulaires d'informations, 4°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège social de la S.F.M.

Tout demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Directeur de la publication : Le Président de la S.F.M.
Comité de Rédaction : Le Conseil de la S.F.M. et les Membres étrangers invités au Conseil.
Secrétaires de rédaction et Gérants du volume : H. CHEVALLIER et J.C. FISCHER.
Compositrice : Mme N. MANOUILOV

Imprimé à Marseille
Faculté des Sciences et Techniques
St-Jérôme - 13013 Marseille

Dépôt légal : 4° Trimestre 1977

HALIOTIS



1976 · VOL · 6



COLLOQUE DE DIJON _ mars 1975

[illegible]

CINQUIÈME CONGRÈS DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE juin 1975

Publié par la Société Française de Malacologie

HALIOTIS



1976·VOL·6



COLLOQUE DE DIJON _ mars 1975

POLYMORPHISME ET DIMORPHISME CHEZ LES MOLLUSQUES FOSSILES ET ACTUELS

TROISIÈME CONGRÈS DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE juin 1975

Publié par la Société Française de Malacologie

SOMMAIRE

PREMIERE PARTIE

Communications présentées au Colloque de Dijon (7-8 Mars 1975) : "LE POLYMORPHISME ET LE DIMORPHISME CHEZ LES MOLLUSQUES FOSSILES ET ACTUELS".

DEUXIEME PARTIE

Communications présentées au Troisième Congrès de la Société Française de Malacologie (La Rochelle - 16 Juin 1975)

COMMUNICATIONS

COMMISSION FAUNISTIQUE CONTINENTALE DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

PREMIERE PARTIE

COMMUNICATIONS PRESENTEES AU COLLOQUE DE DIJON (7-8 MARS 1975) :

"LE POLYMORPHISME ET LE DIMORPHISME CHEZ LES MOLLUSQUES FOSSILES ET ACTUELS".

COLLOQUE SUR

"LE POLYMORPHISME ET LE DIMORPHISME CHEZ LES MOLLUSQUES FOSSILES ET ACTUELS"

Organisé à la Faculté des Sciences de Dijon par le Professeur H. TINTANT sous les auspices de la Société Française de Malacologie.

DEROULEMENT DU COLLOQUE

Vendredi 7 Mars 1975 :

Matinée : Ouverture du Colloque - Conférence de Monsieur le Professeur H. TINTANT "Le polymorphisme et ses implications en Systématique et en Paléontologie".

Après-midi : Communications sur les Mollusques actuels.

Président de séance : Prof. E. BINDER.

Communications de E. BINDER, J. DAGUZAN, H. CHEVALLIER, D. GERDEAUX (non publiée), M.A. GUERRUCCI (non publiée), COURSOL (non publiée).

Samedi 8 Mars 1975 :

Matinée : Communications sur les Mollusques fossiles.

Président de séance : Gal. M. COLLIGNON.

Communications de R. MOUTERDE, N. CHARPY et J. THIERRY, S. ELMI, D. MARCHAND, R. ENAY, H. TINTANT.

Après-midi : Discussions. Confrontations des résultats obtenus en Néozoologie et en Paléontologie.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 7-16

LE POLYMORPHISME DE LA COLORATION DE LA COQUILLE CHEZ *PACHYMELANIA AURITA* (MÜLLER) (PROSOBRANCHES, MELANIIDAE)

par Eugène Binder*

RESUME

Pachymelania aurita est une espèce très commune qui occupe, dans une assez grande aire de répartition, un habitat qui semble remarquablement uniforme et n'est pas soumise à la sélection visuelle par un prédateur. Elle présente un riche polymorphisme des bandes colorées ornant la surface de la coquille. Les combinaisons existantes montrent qu'il y a un fort degré d'association entre les diverses bandes. Les fréquences de chaque bande, celles des combinaisons de bandes et leur degré d'association varient d'une localité à l'autre sur des distances de quelques kilomètres et montrent des différences encore plus marquées de part et d'autre des discontinuités spatiales du peuplement.

THE POLYMORPHISM OF SHELL COLOUR IN *Pachymelania aurita* (MÜLLER) (PROSOBRANCHS, MELANIIDAE)

SUMMARY

Pachymelania aurita is a very common species with a rather wide distribution and a remarkably uniform habitat and is not subjected to any intensive visual selection by predators. Polymorphism in the strict sense concerns the banding pattern of the shell and there is a high degree of association between the bands, when present. The relative frequencies of each band, of each combination and the degree of association between bands vary from one locality to another only a few kilometers distant. Differences are more pronounced between localities on both sides of distributional gaps.

Le polymorphisme proprement dit, c'est-à-dire la coexistence, dans les mêmes populations, de types génétiques bien tranchés, sans gradation intermédiaire, est connu chez passablement de Gastéropodes. Les cas les plus étudiés ont été ceux de *Cepaea nemoralis* et de diverses espèces de *Littorina*. Le plus souvent, on explique l'existence même du polymorphisme par un phénomène d'hétérosis, sans pouvoir toujours le

---

* Musée d'Histoire naturelle, CH-1211 Genève 6, Suisse.

prouver. Il peut aussi être dû à d'autres causes, par exemple à une fluctuation de la valeur sélective d'un type avec sa fréquence (Sheppard, 1951 ; Petit, 1974) ou à une sélection disruptive (Mather, 1955 ; Lamotte et Coursol, 1974). Quant à la fréquence relative des différents types dans chaque population, son explication la plus célèbre en ce qui concerne *Cepaea nemoralis* est celle de Cain et Sheppard (1954), reposant sur la sélection visuelle par les prédateurs. Depuis, divers auteurs ont tenté d'appliquer la même théorie aux cas de *Liguus fasciatus* (Rex, 1973) et *Littorina saxatilis* (Pettitt, 1973). Cependant il s'ajoute d'autres facteurs à la sélection visuelle, et Cain lui-même (Cain et Currey, 1963) reconnaît qu'une certaine variation géographique, qu'il appelle "area effect", se superpose aux effets de la sélection visuelle, ce que confirment les travaux de Lamotte et Coursol (1974).

Pachymelania aurita est un Mollusque d'eau saumâtre très commun dans tous les estuaires et les lagunes côtières d'Afrique occidentale. Dans la lagune Ebrié, il occupe une zone de près de 100 km de long qui est toute celle dont la salinité annuelle maximale va de 28 o/oo à 2 o/oo (Binder, 1968). Cette espèce présente une remarquable variabilité des caractères de la coquille : dimension, proportions, nombre et développement des tubercules. Surtout, la surface de la coquille est ornée de bandes foncées en nombre variable dont les combinaisons rappellent le polymorphisme de *Cepaea*, en plus complexe. L'intérêt de ce cas réside dans le fait qu'en raison de son habitat, une sélection visuelle semble exclue. On le trouve en abondance sur les fonds de sable exclusivement, le plus souvent complètement enfoncé dans le sable, depuis le bord de l'eau jusqu'à plusieurs mètres de profondeur. De plus, l'eau est généralement trouble. D'après ses caractères anatomiques : radula chétive, bord du manteau frangé, il s'agit probablement d'un animal microphage agglutineur. Les sexes sont séparés ; les mâles sont abondants et sont fonctionnels ; les femelles sont ovipares (Binder, 1959).

Aspect du polymorphisme

La coquille est ornée de bandes spirales, foncées sur fond clair, en nombre variable ; elle peut aussi être entièrement claire ou entièrement foncée. Pour décrire l'ornementation, j'ai divisé la surface du dernier tour en 7 zones, repérables d'après la forme et la sculpture de la coquille, et je les ai désignées par les lettres A à G en partant de la suture. Chacune de ces zones peut être foncée ou claire ; dans les descriptions qui suivent, les lettres désignent la présence des bandes foncées (figure 1). Lorsque deux bandes voisines sont présentes, elles sont contiguës - c'est d'ailleurs ce qui a servi de base à la subdivision en 7 zones. Le nombre de bandes, leur place et la largeur relative de chaque bande foncée sont tout-à-fait constants d'une extrémité à l'autre de la coquille, il n'y a donc pas de modification du phénotype pendant la croissance et on peut en conclure que la coloration est l'expression exacte des facteurs héréditaires.

La couleur des bandes foncées est assez variable, elles peuvent être noires, brun foncé, rougeâtres ou orangées et cette couleur peut différer d'une bande à l'autre sur la même coquille. Parfois les bandes sont discontinues, comme tracées en pointillés. Pour le moment, je n'ai tenu compte que de la présence des bandes foncées mais non de leur largeur, de leur couleur ni de leur continuité.

Les fréquences des différentes bandes sont très inégales. Par ordre décroissant, elles sont les suivantes : D : 98-99 %, B : 85-90 %, F : 80-90 %, C : 30-40 %, G : 25-30 %, A : 15-20 %, E : 10-15 %. Théoriquement, il y aurait 128 combinaisons possibles entre ces 7 bandes, si leur présence était déterminée par des facteurs génétiques indépendants, et la fréquence des combinaisons de plusieurs bandes serait le produit des fréquences des bandes qui y participent. En réalité, moins d'une quarantaine de ces combinaisons ont été trouvées et leurs fréquences démontrent qu'il y a un fort degré d'association globale entre les bandes. Le tableau I montre ces fréquences dans un échantillon caractéristique (ORSTOM, 1956) comprenant 2206 exemplaires.

Combinaisons de bandes	fréquence en %	Combinaisons de bandes	fréquence en %
BDF	47,33	F	0,77
BCDFG	10,20	BDEFG	0,45
BD	6,98	ABDEFG	0,18
BDFG	4,62	BDG	0,18
DF	4,22	BCDE	0,14
ABCDFG	3,99	ABDEF	0,14
BCDEFG	3,76	BDEF	0,09
ABCDEFG	3,67	DFG	0,09
ABCDF	2,77	DG	0,09
D	2,31	CF	0,09
BCDF	2,27	ABCD	0,05
ABDF	1,54	ABD	0,05
ABDFG	1,31	ACDEFG	0,05
ABCDEF	0,86	BDE	0,05
BCDEF	0,86	BCFG	0,05
....	0,82	B	0,05

Tableau I : Ordre de fréquence décroissante des combinaisons de bandes présentes dans un échantillon de 2206 exemplaires prélevés sous la station de l'ORSTOM, en 1956.

Variation spatiale du polymorphisme

a. Sur de courtes distances :

Etant donné le mode de vie des *Pachymelania* qui semblent peu actives, on peut s'attendre à ce que les échanges génétiques ne soient pas très intenses entre des fractions de population même peu éloignées et qu'il en résulte une certaine variabilité sur de courtes distances. J'ai comparé 5 échantillons prélevés à 30 m les uns des autres le long d'une plage, à la limite de l'eau à marée basse (presqu'île de l'ORSTOM, 1964). Ils correspondent chacun à 1 m2 de plage et comprennent respectivement 101, 156, 177, 125 et 128 individus, ce qui donne une idée de la densité du peuplement, qui est ininterrompu entre les relevés. J'ai comparé les fréquences des bandes C et G et de la combinaison BDF (Tableau II). On voit que les différences ne sont pas significatives. Les mêmes comparaisons ont été faites entre échantillons prélevés sur 1 m2 à différentes profondeurs, soit 0,5 m, 0,75 m, 1,5 m et 2,5 m, au large du relevé n° 3. La distance linéaire entre ces prélèvements était d'environ 10 m. Les effectifs baissent avec la profondeur : 77, 81, 60, 7. Là non plus, les différences entre échantillons ne sont pas significatives.

Echantillons	bande C		bande G		bandes BDF	
	%	Limites de sécurité (95 %)	%	Limites de sécurité (95 %)	%	Limites de sécurité (95 %)
1	28,6	20 à 37,1	16,2	9,5 à 22,8	39,1	29,5 à 48,5
2	39,7	32 à 47	26,9	19,8 à 33,9	39,1	31,5 à 46,7
3	32,8	29,9 à 35,5	24,3	18 à 30,5	42,4	35 à 49,7
4	32,8	24,8 à 40,8	25,6	17,6 à 33,6	45,6	36,8 à 54,4
5	39,8	31,2 à 48,4	28,1	20,3 à 35,9	39,8	31,2 à 48,4
Profondeur		C		G		BDF
bord	32,8	29,9 à 35,5	24,3	18 à 30,5	42,4	35 à 49,7
0,5 m	37,7	27,2 à 48	36,4	25,9 à 46,7	33,8	22 à 45,4
0,75m	50,6	39,5 à 61,7	37,0	27,1 à 46,9	29,6	19,7 à 39,5
1,5 m	40,0	28,3 à 51,6	36,7	25 à 48,3	31,7	20 à 43,3

Tableau II : Fréquences de la bande C, de la bande G et de la combinaison BDF dans des échantillons prélevés à 30 m les uns des autres (1 à 5) et à diverses profondeurs.

b. Variation dans la lagune Ebrié :

Un grand nombre de dragages faits dans la lagune Ebrié en 1964 m'ont donné des récoltes plus ou moins abondantes de *Pachymelania aurita*. J'ai comparé celles dont l'effectif est d'environ 100 exemplaires ou davantage. Les distances qui séparent les diverses localités sont de l'ordre de 3 à 20 km.

La fréquence de la bande C varie entre 26 et 47 %, de façon assez irrégulière. Il semble y avoir un cline dans la partie occidentale de la lagune, mais il est nettement renversé à son extrémité (fig. 3).

En ce qui concerne la bande G, sa fréquence varie de façon beaucoup plus significative. Elle forme un beau cline depuis Eloka jusqu'à l'Agnéby, mais là aussi la population la plus occidentale (Ile aux Pigeons) tranche nettement avec les autres (fig. 4).

La fréquence de la combinaison BDF (fig. 5) est irrégulière. Elle réflète négativement, en partie, celle des bandes G et C : dans les populations où ces bandes sont fréquentes, elles sont en général associées aux autres bandes les plus communes et la combinaison BDF est alors le plus souvent transformée en combinaisons à 4 ou 5 bandes.

Les variations de fréquence des bandes particulières sont différentes, mais présentent un certain parallélisme dans la mesure où elles sont un aspect de la fréquence de l'ensemble des bandes. La fig. 6 montre la variation du nombre moyen de bandes par individu. En la comparant avec la variation des bandes C et G, on voit que ces deux dernières y contribuent en proportions différentes selon les localités.

Les bandes rares ou moyennement fréquentes sont associées, chez toutes les populations, aux bandes communes, qui elles-mêmes sont d'ailleurs associées entre elles dans une certaine mesure. Les valeurs de 2 des associations entre 2 bandes ont toujours des valeurs très élevées, même dans les petits échantillons. Dans tous les échantillons, les bandes C et G sont beaucoup plus fréquentes en présence de nombreuses autres bandes, c'est-à-dire dans les combinaisons à 5, 6 et 7 bandes. Il serait intéressant de mettre en évidence la variabilité du degré d'association ; c'est ce que j'ai tenté pour l'une des bandes, la bande C, en calculant la proportion d'individus à 4 bandes plus la bande C, comparée à l'ensemble de ceux que possèdent 4 autres bandes, soit :

$$\frac{\text{4 bandes + C}}{\text{(4 bandes sans C) + (4 bandes + C)}}$$

Cette proportion est beaucoup plus variable que les autres.

c. Différences entre lagunes séparées.

Je ne dispose que de deux récoltes abondantes faites dans la lagune du Grand Lahou, la même année que celles de la lagune Ebrié. Les mêmes fréquences ont été calculées que pour les autres échantillons et portées sur les mêmes figures (3 à 7). On voit que les valeurs concernant ces deux populations se ressemblent et diffèrent nettement de l'ensemble de celles de la lagune Ebrié, séparées d'elles par une discontinuité de peuplement d'environ 60 km.

Discussion

Le cas du polymorphisme de *Pachymelania aurita* est intéressant parce que l'action d'une sélection visuelle par un prédateur est très peu vraisemblable. La variabilité peut être due soit à une pléiotropie des caractères de coloration, dont les autres propriétés constitueraient des adaptation à diverses composantes écologiques du milieu, soit simplement à la distance séparant les populations. Le milieu occupé par cette espèce semble très uniforme et le seul facteur connu qui varie considérablement est la salinité (Binder, 1968). Aucune des fréquences calculées ne coïncide dans ses variations avec le gradient régulier de la salinité. Les discontinuités semblent jouer un rôle plus important : dans la lagune Ebrié, l'espace entre les points 125 et 121 correspond en général à une rupture de cline ; c'est là que se trouvent le port d'Abidjan et le débouché du canal de Vridi, avec un taux de salinité élevé. La séparation entre les deux lagunes a un effet beaucoup plus marqué, bien que les conditions écologiques soient beaucoup plus semblables, dans les deux lagunes, près de leur embouchure qu'entre les deux extrêmités de la lagune Ebrié.

Ces quelques résultats semblent donc indiquer que l'isolement, et même la seule distance, suffisent à séparer ces populations qui modifient progressivement leur pool génétique différemment les unes des autres.

Travaux cités

BINDER E., 1959 - Anatomie et systématique des Mélaniens d'Afrique occidentale (Moll.Gastropoda), *Rev. suisse Zool.*, *66*,p.735-759,fig.

BINDER E., 1968 - Répartition des mollusques dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire), *Cah. Off. Rech. Sci. Tech. Outre-Mer*, Sér. Hydrobiol., *2*, p.3-34, tabl., diagr., cartes.

CAIN A.J. et SHEPPARD P.M., 1954 - Natural Selection in *Cepaea*, *Genetics*, *39*, p.89-116.

CAIN A.J. et CURREY J.D., 1963 - Area effects in *Cepaea*, *Phil. Trans. B*, *246*, p.1-81.

GOODHARDT C.B., 1973 - A 16-year survey of *Cepaea* on the hundred foot bank, *Malacologia*, *14*, (1-2), p.327-331, 2 fig.

LAMOTTE M. et COURSOL J., 1974 - Mutations, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme facteurs du maintien du polymorphisme, *Mém. Soc. Zool. France*, *37*, p.443-471.

MATHER K., 1955 - Polymorphism as an outcome of disruptive selection, *Evolution*, *9*, p.52-61.

PETIT C., 1974 - L'avantage du type rare, facteur de maintien du polymorphisme, *Mém. Soc. Zool. France*, *37*, p.417-441.

PETTITT CH., 1973 - An examination of the distribution of shell pattern in *Littorina saxatilis* (Olivi) with particular regard to the possibility of visual selection in this species, *Malacologia*, *14*, (1-2), p. 339-343, tabl.

REX M.A., 1973 - Prediction of the number of color morphs in populations of *Liguus fasciatus* (Abstract), *Malacologia*, *14*(1-2),p.344.

SHEPPARD P.M., 1951 - Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.), *Heredity*, *5*, p.125-134.

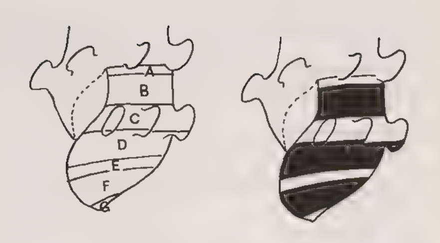


Fig. 1 - A gauche, répartition des 7 zones à la surface du dernier tour. A droite, comme exemple, la combinaison BDF, de loin la plus fréquente.

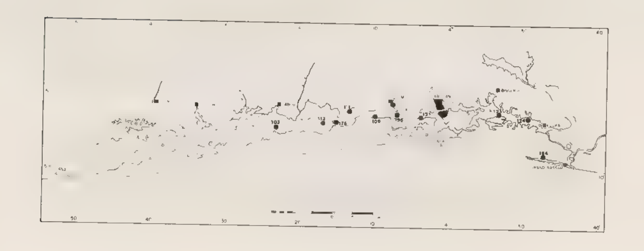


Fig. 2 - Plan de la lagune Ebrié avec localisation précise des prélèvements.

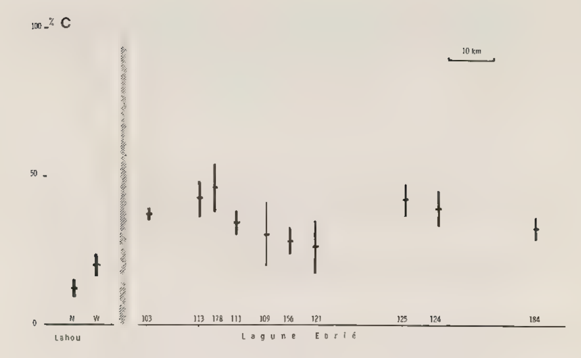


Fig. 3 - Variation de diverses fréquences avec la distance, mesurée le long de l'axe de la lagune Ebrié. Le trait vertical indique les limites de sécurité de 95 %. La population représentée en pointillé est celle de l'ORSTOM 1956, située à l'extrémité d'un diverticule de 4 km en face de la localité 156 qui est dans l'axe de la lagune. Ici fréquences de la bande C.

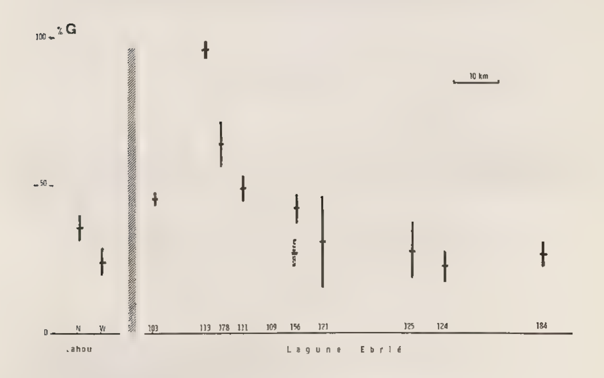


Fig. 4 - Fréquences de la bande G.

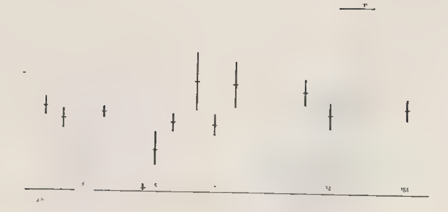


Fig. 5 - Fréquence de la combinaison BDF.

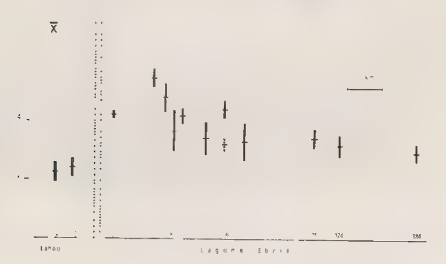


Fig. 6 - Nombre moyen de bandes par individu.

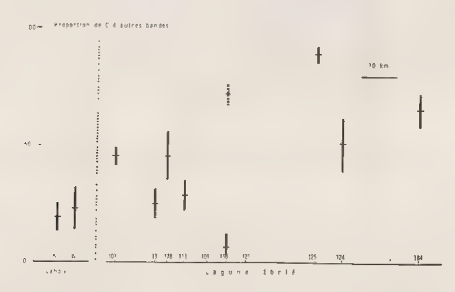


Fig. 7 - Proportion de bandes C par rapport aux combinaisons à 4 autres bandes (voir texte).

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 17-40

ANALYSE BIOMETRIQUE DU DIMORPHISME SEXUEL CHEZ QUELQUES *LITTORINIDAE* (MOLLUSQUES, GASTEROPODES, PROSOBRANCHES)

par Jacques Daguzan*

RESUME

Nos recherches biométriques sur la croissance montrent qu'il est possible de différencier, chez quatre espèces de Littorines des côtes armoricaines, le sexe, voire les divers stades de maturité sexuelle, à partir de critères morphométriques simples.

La croissance relative de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre du péristome est différente chez les jeunes et chez les adultes pour les espèces ovipares alors qu'elle ne l'est pas chez la seule espèce vivipare.

Enfin, *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale, ne présente pas de dimorphisme sexuel au niveau de la taille, tandis que les espèces médio-littorales montrent toujours une différence de croissance très nette entre mâles et femelles.

BIOMETRICAL ANALYSIS OF SEXUAL DIMORPHISM IN SOME *Littorinidae* (MOLLUSCS, GASTROPODS, PROSOBRANCHES)

SUMMARY

In *Littorinidae*, discrimination between sexes is not possible immediately after hatching. Sexual dimorphism exists only in adults (penis of males).

Our biometric research work on the growth of armorican periwinkles indicates that it is possible to differentiate sexes and various stades of sexual maturity using morphometric tests. For the oviparous species, the relative growth of the height of the shell in relation to the diameter of its aperture is different for juveniles and adults, but it is not in the viviparous species.

Moreover, *Littorina neritoides*, a supra-littoral species, does not possess sexual dimorphism of the height, whereas the males and females of the medio-littoral species have very different growth rates.

---

* Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie, Faculté des Sciences Biologiques, Université de RENNES, avenue du Général Leclerc, 35031 RENNES-Cedex.

L'étude biométrique de la croissance est indispensable pour effectuer toute recherche écologique ou écophysiologique. Chez les *Littorinidae*, Mollusques Gastéropodes gonochoriques, les critères de distinction des sexes ne peuvent être appréciés à la naissance, le dimorphisme sexuel n'apparaît que chez les animaux adultes (existence d'un pénis chez le mâle).

Il nous a paru intéressant de voir si l'évolution de la taille des individus ou de certains paramètres biométriques, permettait de différencier les deux sexes . Pour cela, nous avons étudié la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture de son péristome, chez quatre espèces inféodées à la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan), en mode semi-battu et vivant à des niveaux cotidaux bien définis : *Littorina neritoides* (L.) (zone inférieure des Lichens), *Littorina saxatilis* (Olivi) (1) (*Pelvetia canaliculata*), *Littorina littorea* (L.) (*Fucus spiralis*) et *Littorina littoralis* (L.) (*Fucus vesiculosus - Ascophyllum nodosum*).

PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

1. Prélèvements, tri et mesures.

Tous les mois, pendant un cycle de deux années consécutives, des prélèvements sont effectués sur une surface de 2500 cm^2 (50 cm x 50 cm), au niveau des biotopes préférentiels de chaque espèce de Littorine étudiée. Le matériel récolté est trié soigneusement et les individus appartenant aux quatre espèces données sont conservés. Pour chaque sujet, la hauteur de la coquille (h) et le diamètre de l'ouverture du péristome (d) sont mesurés, selon les critères de mensuration établis par COLMAN (1932) et utilisés par SMITH et NEWELL (1955) (fig. 1)

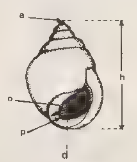


Fig.1 : Caractéristiques d'une coquille de Littorine.
a : apex ; d : diamètre de l'ouverture du péristome ; h : hauteur de la coquille ; o : opercule ; p : péristome .

(1) Pour notre étude, on ne tiendra pas compte des diverses sous-espèces de *L. saxatilis* (Olivi).

2. Critères d'appréciation de l'état de maturité sexuelle.

Pour quantifier l'état de maturité sexuelle des différents individus, nous adopterons des critères très proches de ceux utilisés par WILLIAMS (1964) pour *Littorina littorea* et de BERGERARD (1971) pour *Littorina saxatilis* . Cette évaluation est surtout basée sur l'état de la gonade, des glandes annexes et des organes sexuels extérieurs (Tabl. 1) . L'animal étant débarrassé de sa coquille, au stéréomicroscope, on note la nature du sexe quand c'est possible et l'état de maturité sexuelle.

Stades	Code utilisé	Etat de l'appareil génital
Jeunes	J	Pas de gonade différenciée. Pas de pénis chez le mâle.
Adultes, mâles immatures	♂ PP	Testicule diffus, très réduit. Pénis de petite taille, en forme de lame triangulaire. Vésicule séminale réduite.
Adultes, mâles matures	♂ GP	Testicule massif, bien développé. Pénis gros avec glandes péniales bien développées. Vésicule séminale blanche, gonflée de sperme. Prostate développée.
Adultes, femelles immatures	♀ I	Ovaire peu développé. Glandes annexes réduites.
Adultes, femelles matures	♀	Ovaire bien développé. Glandes annexes hypertrophiées. Poche incubatrice, quand elle existe, ne contient pas d'embryons.
Adultes, femelles matures gestantes (°)	♀ ε	Ovaire bien développé. Glandes annexes importantes. Poche incubatrice, contient des embryons.

(°) *Les femelles gestantes ne s'observent que chez Littorina saxatilis, espèce vivipare.*

Tabl. 1 : Evaluation de l'état de maturité sexuelle chez les Littorines.

3. Méthode d'étude.

Nous utilisons la *loi d'allométrie simple d'HUXLEY et de TEISSIER (1936)* dont la formule est du type :

$$y = b \cdot x^{\alpha}$$

y représente la dimension de l'organe étudié (hauteur de la coquille : h) et x celle de l'organe de référence (diamètre de l'ouverture du péristome : d) ; b et α sont deux constantes.

Cette loi peut donc s'écrire dans notre cas :

$$h = b \cdot d^{\alpha}$$

Afin d'obtenir une droite et non une courbe, nous transformons cette loi arithmétique en loi logarithmique, d'où :

$$\log h = \alpha \log d + \log b$$

Posons : $H = \log h$; $D = \log d$; $B = \log b$.

d'où :

$$\boxed{H = \alpha \cdot D + B}$$

Nous garderons cette formulation pour toute notre étude, c'est-à-dire h et d pour les coordonnées arithmétiques et H et D pour les coordonnées logarithmiques.

La droite ainsi définie a une pente α qui représente le *taux de croissance relative* de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome. Cette constante α a une grande importance biologique, c'est *la constante actuelle d'équilibre* ou *taux de croissance différentiel* (TEISSIER, 1937, 1948) . Selon les valeurs de α , on peut définir différents types de croissances :

$\alpha = 1$: il y a *isométrie*, la hauteur s'accroît aussi vite que le diamètre.

$\alpha \neq 1$: il y a *allométrie*, la hauteur ne s'accroît pas aussi rapidement que le diamètre.

$\alpha < 1$: il y a *allométrie négative* ou *minorante*, la hauteur s'accroît moins vite que le diamètre.

$\alpha > 1$: il y a *allométrie positive ou majorante*, la hauteur s'accroît plus vite que le diamètre.

Comme chez les Littorines, il ne peut y avoir régression de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome, il ne peut y avoir *énantiométrie* ($\alpha < o$).

PARKER et LARKIN (1959) attribuent à b une signification écologique et à α une caractéristique des processus physiologiques. MAYRAT (1964) insiste sur le fait que les variations de b sont observables non seulement entre espèces différentes, mais également au sein d'une même espèce, selon les localités et les dates de récoltes des animaux.

Selon TEISSIER(1948) la pente de la droite d'allométrie peut se calculer par le rapport de l'écart-type des Y (σY) à l'écart-type des X (σX), en faisant jouer aux deux variables des rôles symétriques. La droite ainsi définie est appelée *axe principal réduit* par IMBRIE (1956) ou droite *de TEISSIER*(1937, 1948) ou *axe majeur réduit* par BOCQUET (1953) et MAYRAT (1964). La pente de cette droite ne tient pas compte de la dispersion, mais cherche à définir la relation d'allométrie entre deux organes, si la corrélation est parfaite (1).

RESULTATS EXPERIMENTAUX.

1. Chez *Littorina neritoides* (L.)

Littorina neritoides présente une allométrie minorante de la croissance de la hauteur de la coquille par rapport à celle du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 2, fig.2). Cependant, si on considère séparément les jeunes et les adultes, on remarque que cette allométrie, très prononcée chez les premiers a tendance à se transformer en une isométrie chez les animaux plus âgés .

Sur le graphique de la croissance relative des jeunes, le nombre des points, moins important, résulte à la fois de l'effectif réduit et de l'homogénéité des individus capturés. Les valeurs obtenues pour les écarts-types sont beaucoup plus élevées chez les adultes ($\sigma D = 0{,}087$; $\sigma H = 0{,}087$) que chez les jeunes ($\sigma D = 0{,}029$; $\sigma H = 0{,}017$).

---

(1) Nous tenons à remercier très vivement Madame LE MEN, programmeur scientifique du Centre de Calcul interuniversitaire de Bretagne qui a bien voulu se charger d'établir le programme et de traiter les données sur l'ordinateur C.I.J. 10070 (Système IRIS 7).

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
α = 0,915 ± 0,007	α = 0,587 ± 0,123	α = 0,988 ± 0,007
B = 0,214 ± 0,002	B = 0,246 ± 0,026	B = 0,188 ± 0,027
r = 0,944	r = 0,958	r = 0,937
D = 0,331 ± 0,005	D =-0,209 ± 0,029	D = 0,337 ± 0,087
H = 0,516 ± 0,096	H = 0,123 ± 0,017	H = 0,521 ± 0,087
N = 1896	N = 22	N = 1874

Tabl. 2 : Principaux paramètres de la croissance de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

Ce résultat nous paraît important compte tenu du mode de vie de cette Littorine qui ne bénéficie pas du pouvoir tampon du milieu aquatique à cause de son émersion presque permanente et dont chaque individu se trouve pendant toute sa vie soumis à des conditions très particulières. Cela explique les fortes valeurs de l'écart-type chez les adultes.

Si on analyse les taux de croissance relative chez les mâles et chez les femelles (immatures ou matures), on constate qu'ils sont sensiblement identiques (Tabl.3) . Il existe pratiquement une isométrie de croissance.

Mâles	Femelles
α = 0,983 ± 0,016	α = 0,997 ± 0,094
B = 0,192 ± 0,005	B = 0,184 ± 0,003
r = 0,911	r = 0,942
D = 0,308 ± 0,074	D = 0,351 ± 0,049
H = 0,495 + 0,073	H = 0,533 ± 0,090
N = 606	N = 1268

Tabl. 3 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) selon le sexe chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

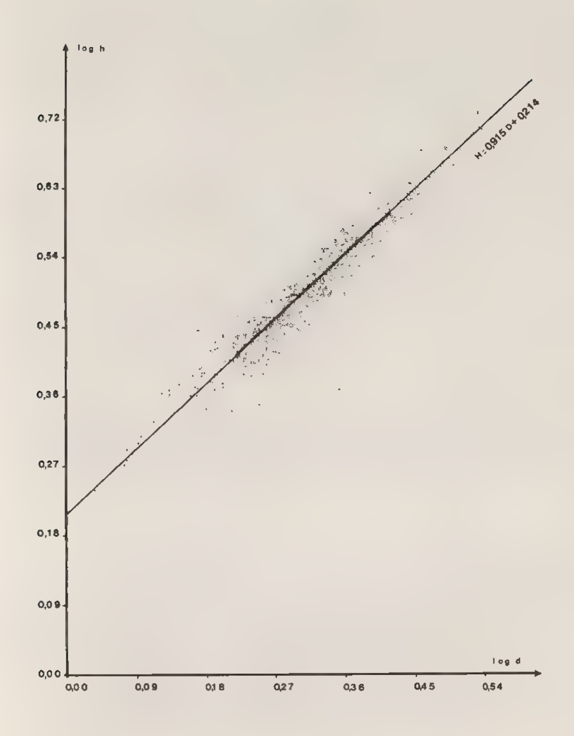


Fig. 2 : Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina neritoïdes* (L.) (coordonnées logarithmiques).

La différence des pentes des divers axes majeurs réduits est très significative (seuil à 99 %) entre les jeunes et les adultes, alors qu'elle ne l'est pas entre mâles et femelles. Si l'on trace sur un même graphique les axes majeurs réduits de la croissance relative des jeunes et des adultes (Fig.3), on note l'existence d'un point de changement de pente (d = 1,43 mm ; h = 2,19 mm). La croissance est donc différente selon qu'on s'adresse aux jeunes ou aux adultes. Ce phénomène s'avère très intéressant, car au cours de nos nombreuses observations effectuées au stéréomicroscope, pour déterminer l'état de la maturité sexuelle, nous avions déjà remarqué que, pour une hauteur de coquille h < 2,20 mm, les individus présentaient une gonade non différenciée et qu'il n'existait pas de pénis chez les sujets mâles. Ces observations effectuées antérieurement sont donc confirmées par l'étude biométrique.

Les mesures enregistrées au cours de nos relevés mensuels et durant une année, permettent d'établir un tableau récapitulatif donnant les mesures de la hauteur de la coquille (h) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (d), à différents stades de maturité sexuelle et selon le sexe (Tabl.4).

Etat de maturité sexuelle	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. log. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre H et d en coordon. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	$H = 0{,}915\ D + 0{,}214$	$h = 1{,}636 . d^{0,915}$	[0 6,58]
Jeunes	$H = 0{,}587\ D + 0{,}246$	$h = 1{,}762 . d^{0,587}$	[0 2,19]
Adultes	$H = 0{,}988\ D + 0{,}188$	$h = 1{,}541 . d^{0,988}$	[2,20 6,58]
Adultes mâles	$H = 0{,}983\ D + 0{,}192$	$h = 1{,}556 . d^{0,983}$	[2,20 5,45]
Adultes femelles	$H = 0{,}997\ D + 0{,}184$	$h = 1{,}526 . d^{0,997}$	[2,20 6,58]

Tabl. 4 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome, chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens).

Il n'existe pas de différence significative de la croissance selon les divers états de maturité sexuelle des mâles ou des femelles.

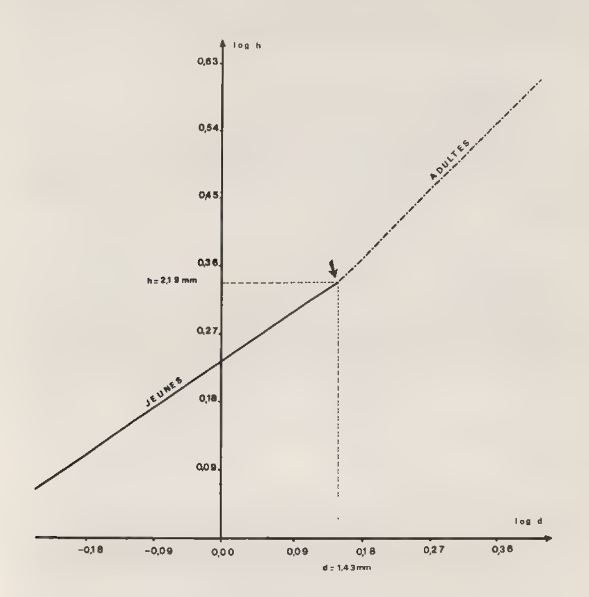


Fig. 3 : Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D), selon l'état de maturité sexuelle, chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

La vitesse de croissance relative étant sensiblement la même dans les deux sexes, il est possible d'affirmer que les femelles vivent plus longtemps que les mâles puisqu'elles atteignent des hauteurs de coquille plus importantes (Tabl.4) . Cette constatation est en contradiction avec PELSENEER (1926) qui, pour expliquer la prédominance des femelles parmi les individus

âgés, affirmait que les femelles croissent plus vite que les mâles. Ainsi, la fréquence plus élevée des femelles parmi les individus de grande taille provient ainsi non pas d'un léger dimorphisme de taille, mais d'une différence de longévité, ce qui est fréquent dans le règne animal.

2. Chez *Littorina saxatilis* (Olivi).

Littorina saxatilis montre une isométrie de la croissance de la hauteur de la coquille par rapport à celle du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 5 , fig. 4) . Cette isométrie de croissance s'observe aussi bien chez les jeunes que chez les adultes.

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
α = 1,003 ± 0,006	α = 0,898 ± 0,237	α = 1,008 ± 0,007
B = 0,150 ± 0,005	B = 0,207 ± 0,085	B = 0,146 ± 0,005
r = 0,984	r = 0,807	r = 0,983
D = 0,821 ± 0,131	D = 0,356 ± 0,177	D = 0,824 ± 0,123
H = 0,974 ± 0,132	H = 0,527 ± 0,069	H = 0,977 ± 0,125
N = 857	N = 70	N = 787

Tabl. 5 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D), chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).

Si on analyse les taux de croissance relative chez les mâles et chez les femelles, on note qu'il existe une allométrie légèrement minorante chez les premiers, et faiblement majorante chez les seconds (Tabl.6).

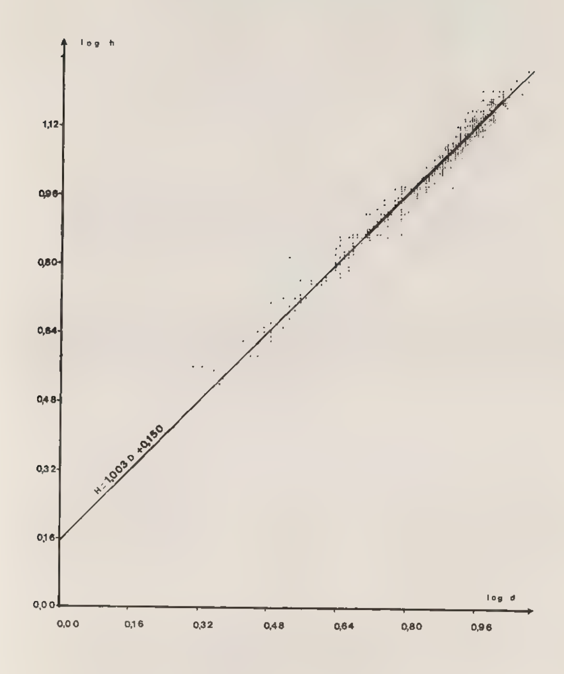


Fig. 4 : Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).

Adultes mâles	Adultes femelles
$\alpha = 0,986 \pm 0,010$	$\alpha = 1,027 \pm 0,009$
$B = 0,163 \pm 0,008$	$B = 0,132 \pm 0,007$
$r = 0,980$	$r = 0,985$
$D = 0,830 \pm 0,118$	$D = 0,820 \pm 0,130$
$H = 0,981 \pm 0,116$	$H = 0,974 \pm 0,133$
$N = 387$	$N = 400$

Tabl. 6 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).

Si on compare les pentes des droites d'allométrie obtenues, on constate que la différence de croissance relative, n'est pas significative entre jeunes et adultes ; elle est très significative (seuil à 99 %) entre mâles et femelles. De plus, il est possible de mettre en évidence une différence significative (seuil à 95 %) entre les femelles gestantes et celles qui ne le sont pas.

Si l'on récapitule sur un même graphique (Fig. 5) les valeurs significatives obtenues pour la croissance relative des mâles et des femelles d'une part, et des femelles non gestantes et celles qui sont gestantes d'autre part, on note qu'il existe un point de changement de pente correspondant d'ailleurs à la taille que possèdent les femelles au moment où elles acquièrent leur maturité sexuelle (d = 3,1 mm ; h = 4,3 mm) . Chez les mâles, cette différence de croissance n'existe pas, mais d'après nos observations faites au cours des examens pour les critères de maturité sexuelle, les individus les plus petits présentant un pénis réduit (♂ PP) ont une hauteur de coquille h > 4,0 mm, tandis que ceux qui montrent un gros pénis (♂ GP) ont une taille h < 4,4mm. De plus, les femelles se différencient véritablement (femelles immatures ♀ I), avec un ovaire peu développé, quand h > 4,0mm (Tabl.7).

La vitesse de croissance relative étant plus importante chez les femelles que chez les mâles, et les femelles atteignant des hauteurs de coquille plus importantes, on ne peut en déduire *a priori* que la longévité est la même dans les deux sexes . PELSENEER (1926) avait déjà établi cette hypothèse qui se trouve ici confirmée .

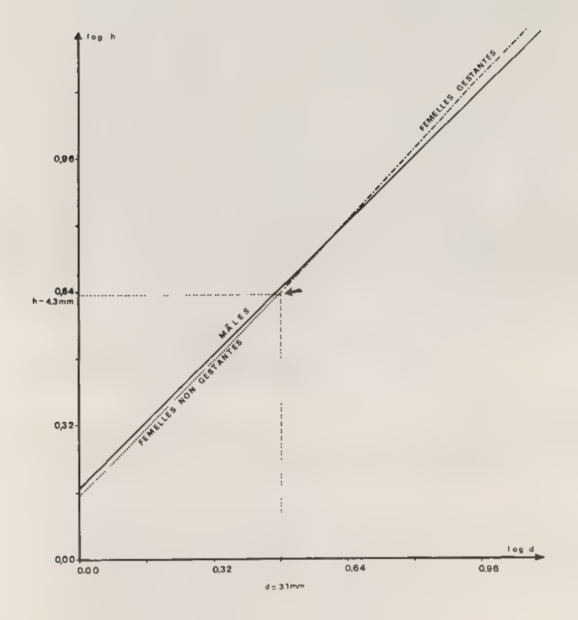


Fig. 5 : Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) selon l'état de maturité sexuelle, chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).

Etat de maturité sexuelle.	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. logar. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coordon. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	$H = 1,003 D + 0,150$	$h = 1,414 . d^{1,003}$	[0 16,7]
Jeunes	$H = 0,898 D + 0,207$	$h = 1,612 . d^{0,898}$	[0 3,9]
Adultes	$H = 1,008 D + 0,146$	$h = 1,399 . d^{1,008}$	[4,0 17,8]
Adultes mâles	$H = 0,986 D + 0,163$	$h = 1,457 . d^{0,986}$	[4,0 16,7]
Adultes femelles	$H = 1,027 D + 0,132$	$h = 1,355 . d^{1,027}$	[4,0 17,8]
Mâles GP	$H = 0,985 D + 0,164$	$h = 1,460 . d^{0,985}$	[4,4 16,7]
Mâles PP	$H = 0,971 D + 0,173$	$h = 1,489 . d^{0,971}$	[4,0 13,0]
Femelles non gestantes	$H = 0,982 D + 0,162$	$h = 1,450 . d^{0,982}$	[4,0 14,3]
Femelles gestantes	$H = 1,056 D + 0,110$	$h = 1,287 . d^{1,056}$	[4,3 17,8]

Tabl. 7 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata)*.

3. Chez *Littorina littorea* (L.).

GREEN, C.V. et GREEN, S.K. (1932) ont déjà étudié la croissance relative chez *Littorina littorea*, et trouvent ainsi une isométrie pour le diamètre en fonction de la hauteur de la coquille :

$$d = 0,75940\ h^{1,00055}$$

$$\text{poids} = 0,000194\ h^{3,04160}$$

(pour 8mm < h < 27,9 mm)

Cependant, ORRHAGE (1969) a montré que la relation de croissance entre le diamètre et la hauteur de la coquille n'est pas une isométrie :

$$d = 0,1373 + 0,7105\ h.$$

Par contre, si *Littorina littorea* est infecté par un Annélide Polychète *Spionidae*, *Polydora ciliata* (Johnston), la relation est modifiée et devient :

$$d = 0{,}4943 + 0{,}6819\ h\ .$$

Cela montre donc que le facteur parasitisme peut avoir une grande influence sur la croissance et qu'il ne doit pas être négligé.

A Penvins, la population globale de *Littorina littorea* présente une allométrie de croissance légèrement majorante de la hauteur de la coquille, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 8; fig. 6).

Jeunes + Adultes	Jeunes	Adultes
α = 1,028 ± 0,004 B = 0,138 ± 0,004 r = 0,994 D = 0,861 ± 0,183 H = 1,023 ± 0,188 N = 790	α = 0,942 ± 0,010 B = 0,196 ± 0,007 r = 0,979 D = 0,690 ± 0,106 H = 0,846 ± 0,099 N = 358	α = 1,100 ± 0,011 B = 0,066 ± 0,011 r = 0,979 D = 1,003 ± 0,086 H = 1,170 ± 0,095 N = 432

Tabl. 8 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (Coordonnées logarithmiques).

L'allométrie minorante chez les jeunes, ne devient en réalité majorante que chez les adultes . Néanmoins, elle est plus importante chez les mâles que chez les femelles (Tabl. 9).

Mâles	Femelles
α = 1,122 ± 0,015 B = 0,044 ± 0,015 r = 0,981 D = 1,015 ± 0,083 H = 1,183 ± 0,093 N = 211	α = 1,080 ± 0,015 B = 0,086 ± 0,015 r = 0,978 D = 0,992 ± 0,088 H = 1,157 ± 0,095 N = 221

Tabl. 9 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

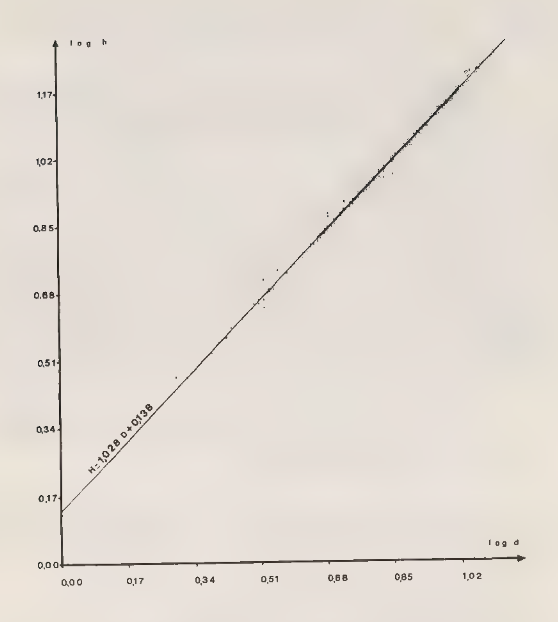


Fig. 6 : Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques)

On ne note pas de différences sensibles selon l'état de maturité des mâles ou des femelles . La comparaison statistique des pentes des diverses droites d'allométrie montre que la différence est très significative entre jeunes et adultes et significative entre mâles et femelles.

En portant toutes les données significatives sur un même graphique et en tenant compte des observations faites au cours des dissections (Fig.7), on remarque que l'on obtient deux points de changement de pente, l'un correspondant à l'apparition du pénis chez le mâle (♂ PP) (d = 7,4 mm ; h = 10,4 mm), l'autre au commencement de la différenciation de l'ovaire chez la femelle (♀ I) (d = 6,5 mm ; h = 9,1 mm) . Il est alors possible d'établir un tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 10).

Etat de maturité sexuelle.	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coord. logar. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coord. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm
Jeunes + Adultes	$H = 1,028 D + 0,138$	$h = 1,374 . d^{1,028}$	[0 22,0]
Jeunes	$H = 0,942 D + 0,196$	$h = 1,570 . d^{0,942}$	[0 9,0]
Adultes	$H = 1,100 D + 0,066$	$h = 1,164 . d^{1,100}$	[9,1 22,0]
Adultes mâles	$H = 1,122 D + 0,044$	$h = 1,107 . d^{1,122}$	[10,4 21,2]
Adultes femelles	$H = 1,080 D + 0,086$	$h = 1,219 . d^{1,080}$	[9,1 22,0]
Mâles PP	$H = 1,124 D + 0,044$	$h = 1,107 . d^{1,124}$	[10,4 20,6]
Mâles GP	$H = 1,137 D + 0,028$	$h = 1,067 . d^{1,137}$	[11,4 21,2]

Tabl. 10 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*).

En appliquant à notre matériel les critères antérieurement définis de maturité sexuelle, nous avons pu observer que les femelles se différencient et sont matures avant les mâles. Ainsi, *Littorina littorea* est mature pour une hauteur de coquille h > 11,4 mm chez le mâle et pour h > 10,6 mm chez la femelle . La croissance étant plus rapide chez les mâles d'une part, et les femelles atteignant une hauteur de coquille plus élevée d'autre part, il semble bien logique de déduire que les femelles vivent plus longtemps que les mâles. PELSENEER (1926) est déjà parvenu à la même conclusion . Par contre,

pour MOORE (1937) qui a peut-être travaillé sur un matériel vivant dans des conditions écologiques très différentes, la vitesse de croissance du mâle est moins rapide que celle de la femelle.

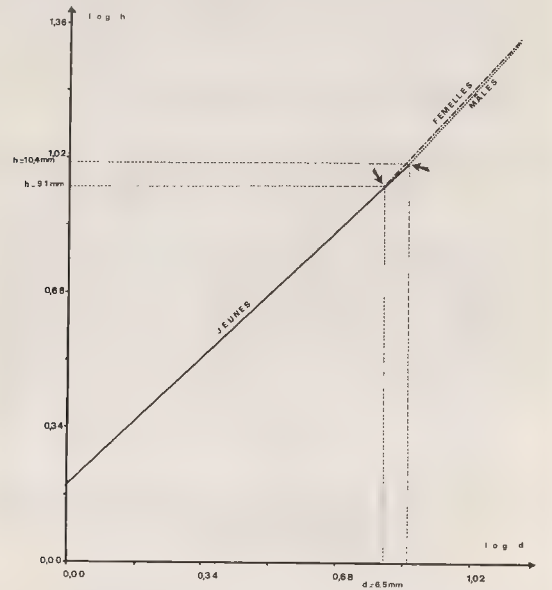


Fig. 7 : Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*).

4. Chez *Littorina littoralis* (L.)

Chez cette espèce, quel que soit l'état de maturité sexuelle des individus, la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome présente une allométrie majorante très

marquée, plus importante toutefois, chez les adultes que chez les jeunes (Tabl. 11 ; fig. 8).

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
α = 1,199 ± 0,009 B =-0,065 ± 0,008 r = 0,983 D = 0,919 ± 0,126 H = 1,037 ± 0,151 N = 719	α = 1,133 ± 0,036 B =-0,004 ± 0,013 r = 0,996 D = 0,347 ± 0,199 H = 0,389 ± 0,225 N = 90	α = 1,232 ± 0,011 B =-0,096 ± 0,010 r = 0,977 D = 0,927 ± 0,103 H = 1,046 ± 0,127 N = 629

Tabl. 11 - Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D), chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

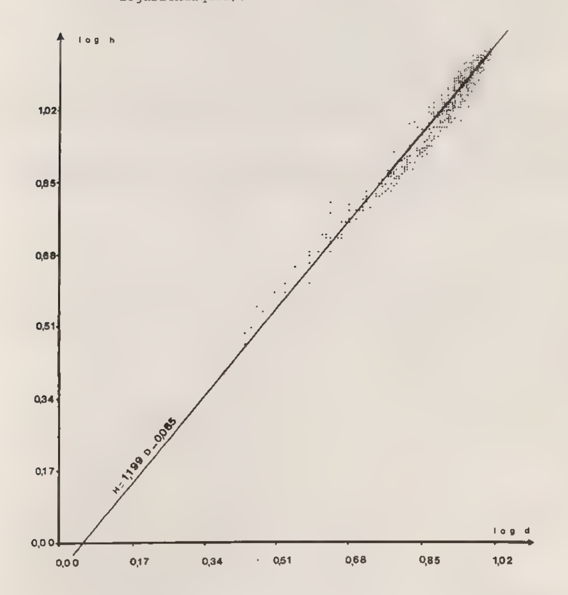


Fig.8 : Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

La croissance relative est un peu plus importante chez les mâles que chez les femelles (Tabl. 12).

Mâles	Femelles
α = 1,281 ± 0,020 B =-0,143 ± 0,019 r = 0,966 D = 0,942 ± 0,084 H = 1,064 ± 0,106 N = 281	α = 1,211 ± 0,013 B =-0,078 ± 0,012 r = 0,981 D = 0,916 + 0,114 H = 1,033 + 0,139 N = 348

Tabl.12 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

Il n'existe pas de changement concernant la croissance relative selon l'état de maturité sexuelle des mâles ou des femelles.

Les différences de pentes des droites d'allométrie entre jeunes et adultes d'une part, et mâles et femelles d'autre part, sont significatives (Tabl.13 ; fig.9).

Etat de maturité sexuelle	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. logar. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coordon. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	H = 1,199 D - 0,065	$h = 0,861 . d^{1,199}$	[0 15,4]
Jeunes	H = 1,133 D - 0,004	$h = 0,992 . d^{1,133}$	[0 4,9]
Adultes	H = 1,232 D - 0,096	$h = 0,801 . d^{1,232}$	[5,0 15,4]
Adultes mâles	H = 1,281 D - 0,143	$h = 0,719 . d^{1,281}$	[7,0 15,3]
Adultes femelles	H = 1,211 D - 0,078	$h = 0,836 . d^{1,211}$	[5,0 15,4]
Mâles GP	H = 1,292 D - 0,151	$h = 0,705 . d^{1,292}$	[8,9 15,3]
Mâles PP	H = 1,165 D - 0,052	$h = 0,887 . d^{1,165}$	[7,0 14,0]

Tabl. 13 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*).

Comme chez *Littorina littorea*, on constate l'existence de deux points de changement de pente, l'un (d = 4,3 mm ; h = 4,9 mm) correspondant à la différenciation sexuelle des femelles ; l'autre (d = 5,9 mm ; h = 7,0 mm) à celle des mâles. De plus, d'après les dissections effectuées, nous avons noté que les femelles étaient matures avant les mâles (♀ : h > 7,2 mm ; ♂ : h > 8,9 mm). On peut donc penser que les femelles ont une longévité plus importante. PELSENEER (1926), chez *Littorina littoralis* (L.), affirme qu'il n'y a pas de différence de taille entre les sexes, mais que les mâles vivent moins longtemps que les femelles. KNUDSEN (1949) affirme que le rapport diamètre/hauteur de la coquille varie dans le même sens que le température.

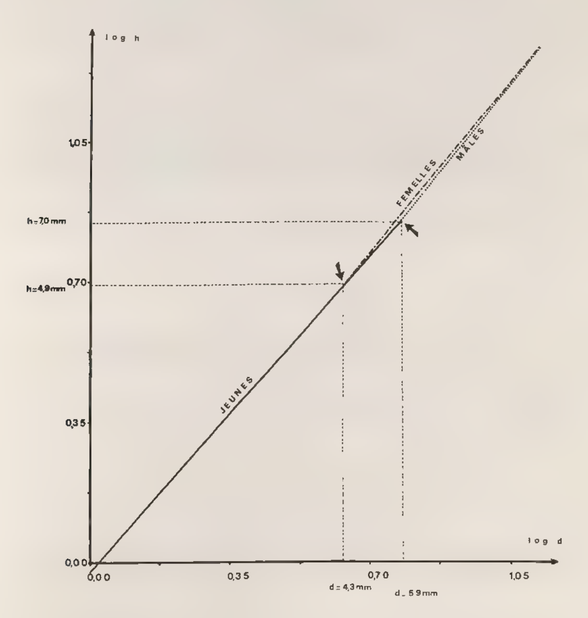


Fig. 9 : Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*).

Conclusion.

A la suite de cette étude biométrique de la croissance des Littorines de la région de Penvins (Morbihan), plusieurs faits essentiels peuvent être dégagés :

- Une très bonne corrélation peut être mise en évidence entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome.

- La croissance est liée au mode de reproduction de l'espèce considérée. Ainsi, la croissance relative de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture de son péristome est différente chez les jeunes et chez les adultes pour les espèces ovipares (*Littorina neritoides, Littorina littorea, Littorina littoralis*), alors qu'elle ne l'est pas chez *Littorina saxatilis* qui est vivipare.

Les espèces médio-littorales montrent un dimorphisme sexuel au niveau de la taille ; par contre, chez *Littorina neritoides*, espèce sub-terrestre, il n'existe aucune différence de croissance relative entre mâles et femelles.

Références bibliographiques

BERGERARD J., 1971 - Facteurs écologiques et cycle sexuel de *Littorina saxatilis* (Olivi) (Mollusques Gastéropodes). *Cah. Biol. mar., 12* (2), p. 187-193.

BOCQUET C., 1953 - Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* Fabr. (Isopodes asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén. 90* (4), p. 187-450.

COLMAN J., 1932 - A statistical test of the species concept in *Littorina. Biol. Bull., 62* (3), p. 223-242.

GREEN C.V. et GREEN S.K., 1932 - Shell growth in the periwinkle *Littorina littorea. The American Naturalist, 49*, p. 371-376.

HUXLEY J.S. et TEISSIER G., 1936 - Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Soc. Biol., 121*, p. 934-936.

IMBRIE J., 1956 - Biometrical methods in the study of Invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 108* (2).

KNUDSEN J., 1949 - Geographical variation of *Littorina obtusata* (L.) in the North Atlantic. *Vidensk. Medd. Dan. Naturk. Foren., 111*, p. 247-255.

MAYRAT A., 1964 - Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes). *Mém. I.F.A.N., 77*, p. 500-648.

MAYRAT A., 1966 - Croissance et développement chez les Crustacés. *Mém. I.F.A.N., 77*, p. 499-645.

MOORE H.B., 1937 -The biology of *Littorina littorea* . I. Growth of the shell and tissues, Spawning, Length of Life and Mortality. *J. mar. biol. Ass. U.K., 24*, p. 721-742.

ORRHAGE L., 1969 - On the growth of *Littorina littorea* (L.) (Prosobranchiata, Gasteropoda) and the occurence of *Polydora ciliata* (Johnston) *(Polychaeta sedentaria). Zoll. Bidr. Uppsala, 38*, p.137-153.

PARKER R.E. et LARKIN P.A., 1959 - A concept of growth in fishes. *J. Fish. Res. Board Canada, 16* (5), p. 721-745.

PELSENEER P., 1926 - La proportion relative des sexes chez les Mollusques. *Acad. Roy. Belgique Cl. Sci. Mém. Coll., 8.*

SMITH J.E. et NEWELL G.E., 1955 - The dynamics of the zonation of the common periwinkle *(Littorina littorea* L.*)* on a stony beach. *J. anim. Ecol., 24*, p. 35-56.

TEISSIER G., 1937 - Les lois quantitatives de la croissance. *Actual. Sci. Ind.* Paris, p. 455.

TEISSIER G., 1948 - La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics, 4,* p. 14-53.

WILLIAMS E.E., 1964 - The growth and distribution of *Littorina littorea* (L.) on a rocky shore in Whales.*J. Anim. Ecol., 33,* p. 413-432.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 41-48

OBSERVATIONS SUR LE POLYMORPHISME DES LIMACES ROUGES (*ARION RUFUS* LINNE ET *ARION LUSITANICUS* MABILLE) ET DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA* MÜLLER)

par Henry Chevallier*

RESUME

Arion rufus et *Arion lusitanicus* présentent un polychromatisme tégumentaire en relation avec le milieu. Celui-ci provoque une sélection génétique envers les divers phénotypes de coloration. Des expériences sur la résistance à la déshydratation de différentes variétés ont montré le rôle physiologique adaptatif des pigments tégumentaires de ces Limaces.

Chez *Helix aspersa* la pigmentation de la coquille joue, peut-être, un rôle similaire.

L'origine du gigantisme et du nanisme chez ces trois espèces est discutée. Le gigantisme est, en général, une potentialité génétique qui s'exprime, chez les Limaces Rouges, à l'issue d'un doublement de temps de croissance.

OBSERVATIONS ON THE POLYMORPHISM OF RED SLUGS (*Arion rufus* LINNAEUS AND *Arion lusitanicus* MABILLE) AND THE GREY GARDEN SNAIL (*Helix aspersa* MÜLLER)

SUMMARY

Arion rufus and *Arion lusitanicus* have a tegumentary polychromatism in relationship with the environment. The latter induces genetical selection into the phenotypes of colour. Experiments on the dehydration yield-point of various varieties showed the physiological part of adaptation of the tegumentary pigments of these Slugs.

For *Helix aspersa* the pigmentation of the shell plays, perhaps, a similar part.

The origin of the giant and dwarf forms of these three species is debated. Giantism is, generally, a genetical potentiality which appears, for the Red Slugs, at the end of a double time of growth.

* Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55, rue Buffon, 75005 PARIS.

1. Le polychromatisme tégumentaire des Limaces Rouges

Les grands *Arion* possèdent plusieurs pigments tégumentaires : une pigmentation "flavique" (due à une ou deux "rufines"), une pigmentation mélanique (due à une ou deux mélanines), enfin une porphyrine. Ces pigments jouent un rôle physiologique - qu'il reste à préciser - mais qui doit intéresser la régulation thermique, les échanges respiratoires et peut-être aussi la circulation sanguine et l'excrétion.

Les phénotypes de coloration sont dus à la combinaison de ces divers pigments. Ils sont d'origine essentiellement génétique. La composition des populations polymorphiques (polychromatiques), dont les variétés de coloration se répartissent selon un mode gausien, laisse supposer un polygénie additive (fig.1).

Il existe une relation très marquée entre le type de milieu et la coloration générale des populations. Les populations de couleur sombre se rencontrent en altitude ou dans des biotopes humides et frais, ou marécageux et à sol légèrement acide, les populations claires (orangées) dans des stations de faible altitude, à climat assez sec et à sol non acide (fig.2). Ce phénomène peut s'observer même à faible échelle : la figure 3 illustre une variation de coloration au sein d'une même population, répartie dans un biotope comprenant une zone semi-marécageuse (près d'une rivière) et une zone assez sèche (près d'une route) ; les animaux étant en majorité bruns dans la première zone, orangés et jaunes dans la seconde.

Les pigments sombres paraissent permettre à l'animal de résister à de basses températures et de vivre en haute montagne dans une atmosphère à oxygène raréfié ; ils pourraient jouer aussi un rôle chimioprotecteur pour l'adaptation aux sols acides.

Les pigments "rouges" serviraient à lutter contre la chaleur et la déshydratation.

Des expériences que j'ai effectuées sur la résistance à la déshydratation avec des variétés de coloration différentes ont montré que la meilleure résistance était obtenue par des animaux de couleur orangée ; les animaux jaunes présentant une résistance moyenne, les bruns la résistance la plus faible : fig. 4 (Chevallier 1972, 1974).

Le milieu joue ainsi un rôle de sélection naturelle. A partir de biotopes "tempérés" dans lesquels vivent des populations polychromatiques, composées de plusieurs phénotypes de coloration, s'opère, dans un milieu plus rigoureux, une sélection vers des populations à polychromatisme restreint jusqu'au monochromatisme absolu (populations entièrement noires ou rouges).

Les facteurs du milieu pourraient toutefois avoir une action secondaire en faisant varier légèrement l'abondance de la mélanine chez les individus qui héréditairement en sont pourvus (Albonico, 1948).

2. Le polychromatisme de la coquille de *Helix aspersa*

Outre une mélanisation variable des téguments (variabilité que je n'ai pas encore étudiée), *Helix aspersa* présente un polymorphisme très prononcé de la coquille.

Les variétés de coloration de la coquille peuvent être classées en deux groupes : les variétés présentant une coloration générale foncée et celles se traduisant par une coloration générale claire (1).

Il semble qu'il existe, comme pour les Limaces Rouges, une corrélation entre le type de milieu et la coloration générale des coquilles de populations naturelles. J'ai constaté jusqu'à présent, que c'est dans les contrées méridionales que l'on rencontre le plus fréquemment les morphes claires et qu'inversement, les variétés foncées paraissent correspondre à des biotopes frais et humides.

Des expériences que je compte effectuer montreront, peut-être, le rôle adaptatif de la pigmentation de la coquille, principalement vis-à-vis de la température.

Une expérimentation en ce sens a été faite par Lamotte sur l'Escargot des Jardins *Cepaea nemoralis*. Exposés à une source de chaleur, "les individus sans bandes d'une part, les individus jaunes d'autre part, apparaissent plus résistants à l'échauffement... que les individus roses et que les individus avec bandes". Soumis à l'action du froid, "les jaunes seraient plus résistants au froid que les roses et les individus sans bandes plus résistants que ceux avec cinq bandes" (Lamotte, 1966, p. 54-55).

J'ai par ailleur noté, chez certains individus, un changement de coloration survenu au cours de la croissance et qui se lit sur le dernier tour de la coquille. Une action directe du milieu, capable de modifier l'aspect chromatique de la coquille, serait donc à suspecter et à rechercher.

Il faut enfin songer à l'action possible des prédateurs sur la composition chromatique des populations. Chez des *Cepaea nemoralis*, brisés par les oiseaux, Lamotte (1950) a constaté une prédominance de coquille sans bandes. Les oiseaux prédateurs (grives et merles) se saisiraient plus facilement des escargots sans bandes que des escargots à bandes, sans doute moins visibles (2).

2. Nanisme et gigantisme

L'étude expérimentale de la croissance de *Arion rufus* et *Arion lusitanicus* m'a permis de trouver quelques explications aux phénomènes de variabilité de la taille au sein d'une même espèce (Chevallier, 1969, 1971, 1974).

Des facteurs exogènes défavorables provoquent un abaissement de la vitesse de croissance, ce qui se traduit souvent, à la maturité, par une taille ou un poids plus faibles que la normale.

---

(1) Les diverses variétés de *Helix aspersa* se trouvent décrites dans un travail sous presse : H. Chevallier. - La variabilité de l'Escargot Petit-Gris *Helix aspersa* Müller, *Bull.Mus.Hist.Nat.*, section *Zoologie*.

(2) Dans le cas toutefois où les escargots sont en activité. Le prélèvement se fait par contre au hasard lorsque les escargots sont enfouis dans le sol.

Inversement, des facteurs exogènes optimaux peuvent faire augmenter la taille, mais il n'est pas évident que ce soit là l'explication de la plupart des cas de gigantisme. Chez les Limaces Rouges, le gigantisme se manifeste, presque toujours, après une croissance bisannuelle : sous l'effet de facteurs défavorables l'espèce, qui peut atteindre en un an la taille adulte et reproductrice, ne parvient pas à maturité la première année ; après une diapause hivernale, la croissance reprend et aboutit la seconde anndée à une taille adulte géante. On trouve ainsi, dans la nature, des *Arion rufus* géants, à croissance biennale, dans des biotopes de montagne. La règle serait donc la suivante : des conditions climatiques rudes doublent la longévité mais aussi la taille des animaux.

Cette règle souffre pourtant d'exceptions : j'ai ainsi étudié une population, chez *Arion rufus*, dont les animaux bisannuels, aussi bien dans leur biotope qu'élevés en laboratoire, présentaient la même taille que leurs congénères à croissance annuelle. La figure 5 résume les modalités du cycle biologique de différentes populations de Limaces Rouges présentant ou non des individus *gigas* (de plus de 20 g).

Le caractère "géant" pourrait être, de ce fait, d'origine génétique. Certaines populations possèderaient une potentialité génétique au gigantisme qui s'exprimerait, en général, à l'issue d'une croissance bisannuelle.

Chez l'Escargot Petit-Gris, il existe aussi des individus, ou des populations, nains et géants. Expérimentalement des animaux ayant subi des facteurs physiques défavorables n'ont pas dépassé une taille naine (exemple : élevage sur un lit de sable). J'ai constaté, par ailleurs, que certaines populations naines étaient des isolats (populations isolées ne pouvant pas recevoir d'individus étrangers ou bien populations provenant d'une introduction, due à l'Homme, à partir d'un ou de quelques individus). Le nanisme pourrait, dans ce cas, être provoqué par une variabilité insuffisante du stock génétique de la colonie.

Quant au gigantisme, je l'ai souvent constaté chez des individus provenant de régions méditerranéennes. Peut-être existe-t-il, chez *Helix aspersa*, des races géographiques géantes. Le diagramme de la figure 6 permet de comparer une population de taille et de forme "normales" de la France (environs d'Avignon) à des individus de grande taille (taille *major*) ou de forme conique (forme *elata*) provenant de trois stations d'Afrique du Nord (1).

Il me reste à connaître le temps de croissance de ces individus géants afin de le comparer à celui des individus de taille *normalis*.

---

(1) La variété *elata* a été décrite par Germain (1908) : pl.34, fig.1-4. Il s'agit, peut-être, d'une sous-espèce (= race géographique) maghrébine de *Helix aspersa*.

Références bibliographiques

ALBONICO R., 1948 - Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von der Umweltbedingungen, *Rev.Suisse Zool.*, Genève, *55*, p.347-425.

CHEVALLIER H., 1969 - Taxonomie et biologie des grands *Arion* de France (Pulmonata : Arionidae), *Malacologia, 9 (1)*, p.73-78.

CHEVALLIER H., 1971 - Cycle biologique des grands *Arion* en France, *Atti Soc. It.Sc.Nat. e Mus.Civ.St.Nat. Milano, 112/3*, p.316-320.

CHEVALLIER H., 1972 - Arionidae (Mollusca, Pulmonata) des Alpes et du Jura français, *Haliotis, 2 (1)*, p.7-23.

CHEVALLIER H., 1974 - Les grands *Arion* de France (Mollusca, Pulmonata). Taxonomie. Biogéographie. Ecologie. Polymorphisme. Croissance et Cycle biologique, Thèse ronéotypée, *Université de Paris VI*, 234p., 126 fig.

GERMAIN L., 1908 - Etude sur les Mollusques recueillis par M. Henri Gadeau de Kerville pendant son voyage en Khroumirie (Tunisie), *in* GADEAU de KERVILLE, Voyage zoologique en Khroumirie (Tunisie), *Baillière édit.*, Paris, p.129-206, pl.22-30.

LAMOTTE M., 1950 - Observations sur la sélection par les prédateurs chez *Cepaea nemoralis*, *J. de Conch.*, Paris, *90 (3)*, p.180-190.

LAMOTTE M., 1966 - Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.), *Lav.Soc. Malac.It.*, *3*, p.33-73.

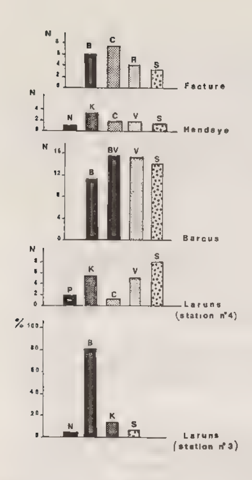


Fig.1. Graphiques de fréquence des variétés de coloration dans 5 populations d'*Arion rufus* : B, Var. *Brunnea* (brun foncé) ; BV, *brunneo-vulgaris* (brun clair) ; C, *castanea* (marron-rouge) ; K, kaki ; N, *nigra* (noir) ; P, *plumbea* (gris) ; R, *rufa* (orange vif) ; S, *succinea* (jaune) ; V, *vulgaris* (orangé sale).

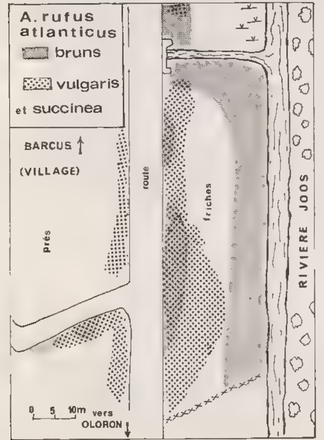


Fig.2. Répartition au niveau d'un biotope (à Barcus, Pyr.-Atl.) de deux types de coloration (coloration brune et coloration claire) : var.*vulgaris* et var.*succinea*) chez une population d'*Arion rufus* juvéniles (subsp.*atlanticus*). Les animaux bruns se répartissent principalement aux abords de la rivière.

altitude: >500 m

pluviométrie: >1 m

1

2

3

4

Arion rufus

A. lusitanicus

Arion sp. (littérature)

Fig.3. Localisation en France de divers types de coloration de populations de *A.rufus* et *A.lusitanicus* par rapport aux régions montagneuses (alt. > 500 m) et aux zones à forte pluviométrie (> 1m/an) - 1: populations claires (orangées), 2: foncées, 3: polychromatiques, 4: individu(s) albinos (var.*alba*).

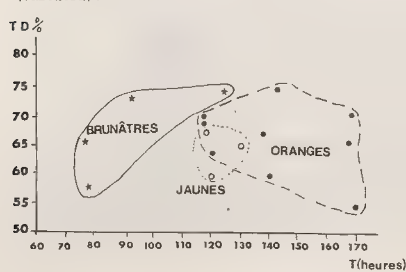


Fig.4.Variation de la résistance à la déshydratation en fonction du type de pigmentation chez les Limaces Rouges. En abscisse le temps de survie, en ordonnée le taux de déshydratation au moment de la mort.

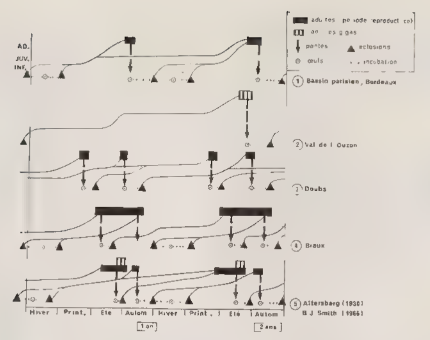


Fig. 5 - Modalités du cycle biologique des Limaces Rouges (*A. rufus*, *A. lusitanicus* et *A. ater*). Dans les cycles n° 1 et n° 3 quelques animaux de la population ont une croissance bisannuelle mais qui ne les fait pas augmenter de taille. La population n° 2 est entièrement composée d'animaux bisannuels devenant géants (*gigas*). Le cycle n° 5 correspond à des populations comprenant des animaux annuels non géants et des animaux bisannuels *gigas*.

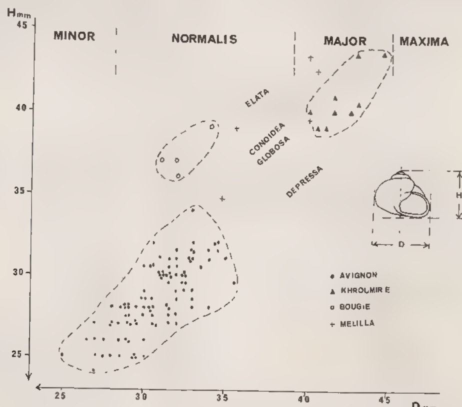


Fig. 6 - Diagramme de corrélations entre la hauteur et le diamètre de la coquille pour une population de *Helix aspersa* d'Avignon et pour des individus d'Afrique du Nord : Khroumirie (région d'Aïn Draham, Tunisie), Medilla (Maroc) et Bougie (Bejaïa, Algérie) (= types de la var. *elata* Germain).

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 49-69

LE POLYMORPHISME INTRASPECIFIQUE EN PALEONTOLOGIE (EXEMPLES PRIS CHEZ LES AMMONITES)

par Henri Tintant *

RESUME

La question du polymorphisme intraspécifique, très étudiée par les zoologistes, ne se pose en Paléontologie que depuis l'introduction de la Systématique des populations.

Sa forme la plus fréquente est celle du dimorphisme sexuel, observé particulièrement chez les Ammonites, où il se manifeste de façon plus ou moins accentuée suivant les groupes.

Mais il semble exister également chez ces fossiles un polymorphisme non sexuel se traduisant pas la juxtaposition dans les mêmes gisements de formes morphologiquement très proches, mais séparées par un ou plusieurs caractères distincts. Des exemples d'un tel polymorphisme sont suggérés chez les *Kosmoceras* (formes avec ou sans tubercules latéraux), et chez les Graphoceratidés (dimorphisme de taille de la forme macroconque).

Chez les Dactylioceratidés, la coexistence de formes à tours internes épais et tuberculés, et de formes à tours internes comprimés et non tuberculés, pourrait s'expliquer par ce phénomène.

Les conséquences taxinomiques et évolutives du polymorphisme sont examinées.

INTRASPECIFIC POLYMORPHISM IN PALEONTOLOGY
(EXAMPLES IN AMMONITES)

SUMMARY

The intraspecific polymorphism problem, which is very much studied by Zoologists, has existed in Paleontology only since the introduction of the Populations's Systematics concept.

Its more frequent pattern is sexual dimorphism, specially well studied in Ammonits, where its manifestation in more or less strongly felt depending on taxa.

A non-sexual polymorphism seems also to occur in this group, as shown by the juxtaposition in the same locality of morphologically very similar shells, distinguished by one or more distinct characters.

* Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, et Centre de Paléogéographie et de Paléobiologie évolutives, associé au C.N.R.S. n° 157, 6, bd. Gabriel, 21000 Dijon.

Examples of such a polymorphism are suggested in *Kosmoceras* (shells with or without lateral tubercles), and in Graphoceratidae (size dimorphism by the macroconchs). In Dactylioceratidae, such an intraspecific polymorphism could explain the coexistence of shells with depressed and tuberculate inner whorls and of shells with compressed, non tuberculate inner whorls.

Taxinomic and evolutive consequences of the polymorphism are reviewed.

Introduction

Le développement des travaux entrepris récemment sur la structure et la nature de l'espèce dans le règne animal, a mis en évidence de grandes variations dans la composition de ce taxon fondamental, et montré la fréquence du phénomène du polymorphisme.

Une espèce est dite polymorphe lorsqu'elle montre l'existence de plusieurs formes distinctes au sein d'une même population interféconde. Ces formes, plus ou moins discontinues, sont appelées "morphes" ou "morphotypes".

Il ne faut pas confondre polymorphisme et polytypisme ; ce dernier terme correspond à une espèce constituée de plusieurs populations distinctes, mais interfécondes (sous-espèces géographiques par exemple). A l'espèce polymorphe s'oppose plutôt le cas classique de l'espèce monomorphe, c'est-à-dire de l'espèce présentant dans ses populations un type moyen unique, autour duquel les individus fluctuent avec une variabilité, plus ou moins grande suivant les cas, mais toujours continue.

En conséquence, les zoologistes ont tendance à limiter le polymorphisme aux variations discontinues des caractères qualitatifs, dues à des gènes monofactoriels (ou oligofactoriels), comme dans le cas du polychromatisme, et à l'opposer aux phénomènes de variation continue des caractères quantitatifs à déterminisme multifactoriel ou polygénique.

Cette distinction, valable dans les cas extrêmes, ne doit cependant pas être interprétée de façon trop rigoureuse. D'une part, il y a passage continu entre ces deux types de variations : souvent, nous observons des intermédiaires entre les morphes, qui apparaissent alors sur les diagrammes de variation, comme de simples "maximums de densité", reliés par des intermédiaires moins fréquents, mais indiscutables (fig. 1).

D'autre part, certains polymorphismes parfaitement discontinus peuvent porter sur des caractères quantitatifs. Tel est le cas, par exemple, pour la forme la plus fréquente de ce phénomène qu'est le dimorphisme sexuel.

Sans doute, dans ces cas, l'analyse du phénomène est-elle plus difficile et la mise en évidence de leur déterminisme plus délicate, nécessitant tout l'arsenal des méthodes biométriques. Le phénomène n'en est pas moins important.

Les études récentes des zoologistes ont mis en lumière la fréquence et l'importance de ce polymorphisme, auquel la Société Zoologique de France a consacré récemment une séance spécialisée et un mémoire d'un grand intérêt.

Des exemples de polymorphisme peuvent être cités dans presque tous les groupes d'animaux (Ch. Bocquet, 1974), mais c'est surtout chez les Crustacés (grâce aux travaux de G. Teissier et de ses élèves) et chez les Gastropodes (travaux de M. Lamotte, G. Ford, G. Sacchi) que les études sur le polymorphisme et son déterminisme génétique ont été particulièrement poussées. Il n'est pas dans mes intentions de développer ces aspects - pour lesquel le lecteur intéressé se reportera avec fruit au Mémoire précédemment cité de la Société Zoologique de France - mais de voir en quelle mesure la notion de polymorphisme intraspécifique peut trouver son application en Paléontologie.

Le polymorphisme en Paléontologie

Dans l'optique typologique, qui a longtemps dominé les études paléontologiques, où chaque phénon était décrit et nommé comme une espèce distincte, le problème du polymorphisme ne se posait évidemment pas. Par la suite, l'application de la Systématique des populations en Paléontologie a souvent conduit à prendre comme critère spécifique l'homogénéité de la distribution. Lorsque celle-ci montre une allure unimodale, correspondant à un modèle simple, on admet généralement que cette distribution représente une espèce unique. Lorsqu'au contraire on observe au sein d'un échantillon des discontinuités bien nettes pour certains caractères, on a souvent tendance à considérer les éléments ainsi distingués comme autant d'espèces propres. Mais une telle position reviendrait à admettre comme une règle absolue la monomorphie des espèces fossiles.

Depuis longtemps, cependant, l'idée du Polymorphisme s'est introduite en Paléontologie, tout d'abord par le biais du dimorphisme sexuel. L'évidence de ce phénomène dans les formes actuelles devait incliner les paléontologistes à le reconnaître parmi les forme fossiles, et de nombreux travaux lui ont été consacrés (voir notamment le Symposium de l'Union Paléontologique Internationale consacré à ce sujet, et édité par G. Westermann, 1969).

La reconnaissance de ce type de polymorphisme est évidemment plus aisée dans les groupes ayant des représentants actuels (par exemple chez les Gastropodes, cf. Ambroise et Geyssant, 1974) que dans les formes exclusivement fossiles comme les Ammonites. Mais, malgré les difficultés réelles qu'il pose, ce phénomène est généralement bien admis actuellement. Ce n'est que beaucoup plus récemment que la possibilité d'un polymorphisme stable, non sexuel, a été envisagée.

Plusieur exemples, pris dans le groupe des Ammonites, vont me permettre d'exposer quelques problèmes liés au polymorphisme, et de montrer comment ce phénomène peut être mis en évidence dans ce groupe.

Le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés

Suggérée dès le début du 19ème siècle, notamment par A. d'Orbigny (1840, p. 375) qui envisage chez certains Ammonites crétacées un tel dimorphisme portant sur la forme plus ou moins comprimée de la section, l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel a été clairement formulée par Munier-Chalmas (1892).

Accueillie d'abord avec faveur, puis vivement critiquée en raison de sa constitution de "couples" mal formés, cette conception a été reprise récemment de façon beaucoup plus précise, à partir d'exemples bien analysés, par de nombreux auteurs (Callomon, 1963; Makowski, 1962; Westermann, 1964, etc.) dans des groupes très variés d'Ammonites surtout jurassiques, mais aussi crétacées. Ce polymorphisme se traduit en réalité de façon assez différente suivant les genres.

1. Dans les exemples les plus typiques, le dimorphisme est très accentué, tel est le cas, par exemple, chez les Kosmocératidés (Tintant, 1963). Pendant toute l'évolution du groupe, au Callovien moyen et supérieur, on trouve constamment associées deux formes différant essentiellement par la taille, mais aussi par la forme de l'ouverture, et par l'ornementation de l'adulte. On distingue ainsi une forme macroconque, de grande taille, à ouverture simple, à ornementation atténuée sur la loge d'habitation, et une forme microconque de taille maximale deux à trois fois plus faible, à ouverture munie de longues apophyses latérales, à ornementation persistant jusqu'à l'ouverture (Pl. I, fig. 3, 5).

La forme microconque n'est pas un jeune, car elle présente tous les caractères de l'adulte (modification de l'enroulement au voisinage de l'ouverture, rapprochement des dernières cloisons...). Sa ressemblance avec les tours internes de la forme macroconque au même diamètre est si grande qu'en l'absence du péristome, la distinction n'est pas toujours possible.

Enfin les deux formes présentent un parallélisme rigoureux tout au long de l'histoire évolutive du genre, les variations de la section, de l'ornementation, de la ligne de suture s'effectuant simultanément dans les deux types.

Bien qu'on ait encore coutume de ranger ces formes dans des espèces, et même dans des sous-genres distincts, les faits imposent l'idée d'un dimorphisme intraspécifique. L'interprétation de ce dimorphisme comme étant d'origine sexuelle reste par contre une hypothèse, extrêmement plausible, mais encore impossible à prouver. Encore plus hypothétique est l'attribution de chacune de ces formes à un sexe déterminé (même si le microconque est généralement regardé comme mâle et le macroconque comme femelle).

Des dimorphismes très accentués de ce type se retrouvent dans des groupes d'Ammonites très variés : Harpocératidés, Oppélidés, Cardiocératidés, Périsphinctidés, etc.

2. Mais dans d'autres genres, le dimorphisme, quoiqu'encore présent, est nettement moins accentué.

Tel est le cas, par exemple, dans la famille des Macrocéphalitides. Ici, le dimorphisme porte sur la taille des deux formes, et sur l'ornementation de l'adulte, mais non sur l'ouverture qui reste simple chez tous les individus. Les deux formes du "couple" ont été généralement placées dans des espèces et sous-genres distincts. C'est ainsi qu'à la forme macroconque *Macrocephalites (Macrocephalites) compressus* (Quenst.) correspond le microconque *M. (Dolikephalites) gracilis* (Spath).

De bons exemples de ce type de dimorphisme, dans le cas du genre *Pachyceras*, sont clairement exposés et illustrés dans la communication de J. Thierry et N. Charpy publiée dans ce mémoire.

Dans les groupes où l'ornementation ne se modifie pas au cours de la croissance, la différence ne porte apparemment que sur la seule taille adulte. Tel semble être le cas dans le genre *Erymnoceras*, ou dans les *Dactylioceras* dont il sera question plus loin. Ici, les morphes ont généralement été laissés dans la même espèce.

3. Il existe enfin des groupes entiers d'Ammonites où aucun dimorphisme n'a pu être mis en évidence jusqu'à ce jour, soit que le phénomène soit très réduit, soit qu'il ne se marque pas dans la morphologie de la coquille.

C'est le cas de nombreux genres liasiques comme *Psiloceras*, *Microderoceras*, etc., et surtout du gros ensemble des phyllocératidés où les variations signalées dans la forme de l'ouverture et parfois interprétées comme d'origine sexuelle, se distribuent de façon unimodale et ne correspondent donc pas à un dimorphisme.

Si le dimorphisme observé dans beaucoup d'Ammonites est très probablement d'origine sexuelle, il se manifesterait donc de façon très diverse, allant d'un dimorphisme très accentué à des variations à peine sensibles, comme chez le Nautile actuel, ou peut-être même nulles. Il ne faut donc pas généraliser hâtivement les observations effectuées dans certains groupes, et vouloir à tout prix constituer des couples sexuels plus ou moins justifiés. Les excès commis en ce domaine par certains auteurs ne peuvent que nuire à une théorie dans l'ensemble très satisfaisante. La mise en évidence d'un tel dimorphisme suppose des études très poussées portant non seulement sur la morphologie et l'analyse statistique de la croissance des formes confrontées, mais aussi sur leur distribution tant statigraphique que géographique. De bons exemples de telles études peuvent être pris dans les travaux de Palframan (1966-1967). On pourra aussi se reporter à l'étude du dimorphisme des *Subdiscosphinctes* publiée dans ce mémoire.

Une difficulté supplémentaire provient du fait que, dans deux espèces voisines, il arrive fréquemment que les caractères différentiels n'apparaissent qu'à la fin du développement ontogénétique, et ne se marquent donc que sur la forme complète (variation adulte). Ces espèces ne peuvent donc être reconnues, ni sur les individus immatures, ni sur les microconques dans lesquels une forme unique pourra correspondre à plusieurs espèces macroconques. C'est ainsi que *Kosmoceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.) représenterait le microconque de trois espèces distinctes : *Kosmoceras (Kosmoceras) balticum* Krenk., *K. trinode* Buck., et *K. castorinum* Tint. (Tintant, 1963, p. 468).

Notons enfin que, s'il s'agit bien ici d'un dimorphisme sexuel, le rapport du nombre des individus des deux formes en un même gisement *(sex-ratio)* est rarement égal à l'unité. Le plus souvent, comme chez les *Kosmoceras*, la forme macroconque est de beaucoup la plus abondante, et les microconques restent rares. Mais la proportion peut parfois s'inverser, et le microconque peut devenir prédominant, par exemple chez les Macrocéphalitidés. Ce phénomène peut être dû à des causes biologiques (dans les Céphalopodes, le sex-ratio peut être très variable), mais surtout à des phénomènes taphonomiques ou sédimentologiques (tri par les courants de coquilles de diamètres différents, destruction préférentielle des formes de faible diamètre, mode de fossilisation ne conservant que les petites coquilles ou les nucleus, etc.)

Polymorphisme non sexuel chez les Ammonoidés

Plus nouvelle, mais aussi plus difficile à mettre en évidence, est la possibilité de l'existence d'un polymorphisme non sexuel dans divers groupes d'Ammonites jurassiques. Trois exemples, pris dans des familles bien différentes, vont illustrer cette hypothèse.

a. Le polymorphisme des *Kosmoceras* :

En dehors du dimorphisme macroconque-microconque déjà signalé dans ce genre, on constate au cours de son évolution la permanence de deux lignées rigoureusement parallèles correspondant à des formes morphologiquement très semblables, mais séparées par un caractère qualitatif bien tranché : la présence ou l'absence d'un tubercule latéral au milieu des flancs. Nous sommes donc en présence ici d'une variation qualitative, discontinue, qui pourrait être d'origine génétique. Aucun intermédiaire n'a jamais été observé entre ces deux types, qui ont par suite été généralement considérés comme représentant deux unités taxinomiques distinctes, et traités soit comme des genres, soit comme des sous-genres autonomes, la forme tuberculée représentant le sous-genre *Kosmoceras* s.st. (pl.I, fig.2), la forme inerme le sous-genre *Zugokosmoceras* (pl.I, fig.4). Et naturellement les divers stades de l'évolution des deux groupes ont reçu des noms spécifiques distincts.

La question se pose pourtant de savoir s'il ne s'agit pas simplement de deux morphes distincts et constants au sein d'une même espèce. Deux arguments pourraient faire pencher le paléontologiste en ce sens :

- d'une part le parallélisme très remarquable de ces deux lignées, qui montrent tout au long de leur histoire, pendant tout le Callovien moyen et supérieur, et dans tout leur domaine d'extension, des variations absolument concommitantes aussi bien dans leurs dimensions (taille, diamètre de l'ombilic, forme de la section) que dans leur ornementation (avec notamment l'apparition au même instant de la fasciculation des côtes externes). L'évolution de la ligne de suture, marquée par l'allongement du lobe latéral (Tintant, 1963 , p. 461, fig. 91) est également identique. Enfin, les phases de cladogénèse affectent au même moment les deux groupes.

On peut certes évoquer la "loi de Vavilov" (Vavilov, 1922) pour expliquer un tel parallélisme. Mais sa perfection est si grande

qu'il s'expliquerait beaucoup plus facilement par un cas de polymorphisme équilibré, permettant un échange génique constant entre les deux groupes.

- D'autre part, j'ai signalé voici quelques années (Tintant, 1969) l'existence d'un individu anormal, provenant du Callovien moyen de Corlay (71) dont les deux faces sont différentes, et correspondent chacune très exactement aux deux espèces contemporaines des deux lignées (*Zugokosmoceras jason* (d'Orb.) et *Kosmoceras baylei* Tint.) (pl.I, fig. 1a, b). Cet individu évoquerait un cas de gynandromorphisme, si nous n'avions vu précédemment que le dimorphisme sexuel se traduit tout autrement chez les Kosmocératidés. L'explication la plus probable du phénomène semble résider en une mutation somatique affectant un blastomère au tout début de la division cellulaire. Ceci montre que la réalisation des phénotypes des deux groupes correspond à une différence génétique très minime, et parle donc en faveur de la conspécificité des deux lignées en question. Dans cette hypothèse, l'évolution du genre *Kosmoceras* se réduirait à celle d'une seule chrono-espèce, d'une unique "*gens*" s'exprimant tout au long de son histoire par plusieurs formes stables, mais interfécondes.

Outre la simplification considérable de la nomenclature qu'elle entraînerait, cette solution pose d'une façon nouvelle le problème du parallélisme de l'évolution de certaines lignées proches.

b. Le trimorphisme des Graphocératidés :

Dans certains groupes d'Ammonites, ce ne sont pas seulement deux, mais trois formes distinctes qui semblent coexister. D. Contini (1969, p.11) cite plusieurs exemples d'un tel trimorphisme dans son étude sur les Graphocératidés du Jura franc-comtois. A côté de microconques typiques, à ouverture munie d'apophyses latérales, la population des macroconques se divise alors en deux ensembles différents par la taille maximale de l'adulte.

Ainsi, dans le genre *Graphoceras*, et correspondant toutes deux au microconque *Ludwigella corna*, il observe deux formes macroconques, l'une formant le groupe *concavum*, dont le diamètre adulte atteint 140 mm, l'autre le groupe *decorum*, dont la taille maximale ne dépasse pas 50 mm. Certaines petites différences dans la forme de la section et dans l'involution s'observent en outre, mais peuvent être attribuées au fait que la maturité est atteinte à des diamètres très différents chez ces deux formes (comparer par exemple, dans le travail de Contini, les figurations de "*concavum*" (pl.XXII, fig.4-5) et de "*decorum*" (pl. XXII, fig.2-3).

S'agit-il de deux espèces différentes et synchrones, dont les formes microconques seraient indiscernables, ou de deux morphotypes distincts dans la forme macroconque d'une espèce unique ? Il est difficile de se prononcer et l'auteur du travail en question traduit ses hésitations en considérant les deux formes macroconques de l'exemple précédent comme deux vraies espèces, alors que dans le cas similaire de *Ludwigia (Bradfordia) similis*, il considère la forme intermédiaire *tutcheri* comme un simple morphotype (Contini, 1969, p.50).

Si, comme il a été dit précédemment, il arrive parfois que les microconques de deux espèces voisines soient indistinguables, il ne semble pas que ce soit ici le cas. En effet, il existe généralement un rapport constant entre les tailles maximales des deux formes : une espèce macroconque de grande taille aura normalement un microconque de taille relativement élevée, parfois supérieure à certains petits macroconques. Il est donc peu vraisemblable que deux formes de diamètre adulte aussi différent que *Graphoceras concavum* et *G. decorum* puissent avoir des microconques de même taille. Ceci parle plutôt en faveur d'un polymorphisme affectant uniquement la forme macroconque.

Des cas semblables, pouvant correspondre à un polymorphisme de la forme macroconque, ont été signalés dans divers groupes d'Ammonites.

c. Le problème des Dactyliocératidés :

Un troisième exemple, encore en cours d'étude, nous est fourni par les Dactyliocératidés du Toarcien inférieur. Dans la zone la plus ancienne de cet étage (zone à Tenuicostatum), les formes de cette famille abondent et d'importantes collections ont pu être constituées tant en Angleterre (Howarth, 1973) qu'aux environs de Dijon.

Dans ces gisements, nous trouvons toujours étroitement associées :

1. Des formes à tours internes comprimés, à ornementation faite de côtes minces, tranchantes, non tuberculées et divisées le plus souvent vers le sommet des flancs en deux côtes externes. L'ombilic est toujours très large. La croissance très régulière de la coquille modifie peu les proportions non plus que l'ornementation, et la forme de la section des tours demeure elliptique, avec une épaisseur inférieure ou au plus égale à la hauteur. Sur la loge d'habitation très longue (plus d'un tour), l'ornementation se modifie brusquement environ un quart de tour avant l'ouverture : elle devient plus dense et tranchante, tandis que les côtes demeurant simples deviennent plus fréquentes. Le péristome est précédé d'une zone déprimée et presque lisse. Ce type correspond au type "*Orthodactylites*" (pl.II, fig.4-6).

2. Un second groupe de formes, très semblable au précédent chez l'adulte, montre une ontogénèse toute différente ; les premiers tours possèdent une section très épaisse, coronatiforme (le rapport Epaisseur/Hauteur du tour pouvant dépasser 3), avec un ombilic étroit. Les côtes internes sont fortes, espacées et se terminent par un tubercule latéral situé sur le rebord ombilical. Ces côtes internes sont parfois "fibulées", c'est-à-dire que plusieurs peuvent aboutir à un même tubercule. Les côtes externes sont nombreuses, au nombre de 3 à 4 par tubercule interne. Par la suite, les proportions et l'ornementation se modifient de façon à se rapprocher de plus en plus du type précédent : la section s'arrondit, l'épaisseur relative diminue rapidement et, sur la loge d'habitation, elle décroît même en valeur absolue, de façon parfois spectaculaire. L'ombilic s'accroît, les côtes internes se rapprochent et s'allongent, les tubercules s'atténuent, mais il en reste souvent des traces jusque sur la loge d'habitation (voir pl.II, fig.1-3). A l'extrémité de cette dernière, apparaît la même modification de l'ornementation que dans la forme précédente, ce qui entraîne un remarquable exemple de "convergence adulte".

Ce groupe correspond au type "*Nodicoeloceras*", dont les tours internes ressemblent tellement aux vrais *Coeloceras* du Lias moyen qu'ils ont parfois été confondus avec ces derniers (cf. Schmidt-Effing, 1972, p.8).

Ces deux groupes ont généralement été considérés comme représentant deux genres (ou sous-genres) distincts (cf. Arkell, 1957 ; Schmidt-Effing, 1972 ; Guex, 1973, 1974, etc.). A l'intérieur de chacun existe une assez grande variabilité portant sur l'involution, sur le nombre et la forme des côtes, sur leur mode de division, sur l'inflexion plus ou moins prononcée des côtes secondaires traversant le bord ventral ... Dans une perspective typologique, d'innombrables espèces ont été créées pour ces variants . C'est ainsi que, dans le seul gisement de Bettembourg (Luxembourg), P.L. Maubeuge (1957) décrit 26 espèces dont 12 nouvelles, créées parfois sur un simple fragment !

Cependant, lorsqu'on étudie plus attentivement la variabilité des formes provenant d'un même niveau, on constate une continuité remarquable entre les deux types extrêmes pourtant si différentes.

L'anglais Howarth (1973) vientde publier une étude fort importante des *Dactylioceras* du Toarcien inférieur de la côte du Yorkshire. Grâce à des récoltes patientes, de nombreuses ammonites de ce genre ont été récoltées *in situ*, dans quatre niveaux fossilifères bien distincts. Chacun de ces horizons a fourni plusieurs centaines de *Dactylioceras* fort bien conservés et montrant une assez grande variabilité. Cependant Howarth, en raison du caractère continu de cette variabilité, admet la conspécificité des individus de chaque niveau, et reconnaît donc une succession de 4 espèces se succédant dans le temps, à savoir, de bas en haut *Dactylioceras crosbyi* (Simps.), *D. clevelandicum* How., *D. tenuicostatum* (Y. et B.) et *D. semicoelatum* (Simps.). A l'exception de la troisième de ces espèces, *D. tenuicostatum*, qui ne montre que des formes à section mince, toutes les autres montrent une énorme variabilité, allant de formes à tours internes coronatiformes, parfois fibulés (type *Nodicoeloceras*), à des formes à section comprimée dès les tours internes (type *Dactylioceras*).

Il est très regrettable que, malgré un matériel aussi riche et aussi bien conservé, le paléontologiste anglais ne justifie par aucune étude de variabilité sérieuse des conclusions aussi importantes. Il en résulte que celles-ci ont soulevé des critiques (J. Guex, 1975).

Tout récemment, j'ai pu récolter à mon tour une très riche faune de ce groupe, dans les travaux de route express de Pouilly-en-Auxois à Dijon, au voisinage de Sombernon.

Au-dessus des calcaires à Gryphées géantes du Domérien supérieur, assez réduits et représentant seulement la sous-zone à Solare, le Toarcien inférieur débute par un mince niveau (10 à 15 cm) de marnes calcaires pyriteuses, terminées à leur sommet par une croûte mamelonnée de pyrite.

A la base de ce niveau, collés sur la surface des calcaires, ont été récoltés de nombreux exemplaires de *Paltarpites paltus*, à l'exclusion de tout *Dactylioceras*. Ceux-ci abondent au contraire environ 5 cm au-dessus de la base des marnes, où ils sont disposés à plat et forment un lit presque continu. Plus de 300 exemplaires, généralement bien conservés, ont été ainsi récoltés en place. Ils montrent une très grande variabilité (voir pl.II), comparable à celle des formes an-

glaises, et semblent se rapporter au second niveau (à *D. clevelandicum*) de Howarth. Plus haut, la croûte pyriteuse a livré deux exemplaires de *D. tenuicostatum*, puis viennent les "schistes-carton" de la zone à Falcifer.

La série est donc ici beaucoup plus réduite que dans le Yorkshire, mais l'important échantillon de *Dactylioceras* récolté peut être considéré comme représentant pratiquement une population.

Les mesures en cours sur cette population permettront prochainement une analyse statistique détaillée, multi et bivariée, qui apportera sans aucun doute des éclaircissements au curieux problème posé par ces ammonites. Dès maintenant, nos premières observations montrent clairement les points suivants :

a. Présence d'un dimorphisme portant sur la taille adulte : à côté de grands exemplaires atteignant un diamètre de 100 à 130 mm, montrant souvent un péristome bien individualisé, on trouve des individus de taille beaucoup plus faible, de l'ordre de 50 à 70 mm, qui montrent également une loge d'habitation complète, à l'extrémité de laquelle se retrouve la modification caractéristique de l'ornementation déjà signalée, et précédée de cloisons rapprochées (pl.II, fig.6). Il pourrait s'agir d'adultes microconques. Cependant ces petits individus ne montrent jamais de péristome individualisé.

b. Comme dans les faunes du Yorkshire, nous retrouvons la coexistence de formes à tours internes très épais, parfois fibulés, et de forme à tours internes très minces (comparer par exemple les formes figurées pl.II, fig.1, 2 et 4, 5). Entre ces deux types existent manifestement tous les intermédiaires, tant au point de vue des proportions que de l'ornementation. Mais les deux types extrêmes sont prépondérants et les formes intermédiaires sont nettement moins nombreuses. La distribution du rapport E/H en particulier, est nettement bimodale et non pas unimodale.

c. Il existe une corrélation très élevée entre les caractères de l'ornementation et les proportions de la coquille. Les formes à section épaisse montrent en général un ombilic plus étroit, des tubercules plus accentués et des côtes secondaires plus nombreuses que les formes minces.

d. Au cours de la croissance, les différences entre les deux formes, très marquées chez le jeune, s'atténuent rapidement et les loges d'habitation des adultes montrent une convergence remarquable.

Ces premiers résultats paraissent éliminer l'hypothèse d'une seule espèce monomorphe à grande variabilité. Mais s'agit-il d'une espèce polymorphe, ou de deux espèces appartenant à des sous-genres distincts et montrant une remarquable convergence dans leurs stades adultes ? Seule une étude très détaillée de la variabilité et de l'histoire de ces populations permettra de trancher.

Eléments d'une solution

Ces quelques exemples suffisent à montrer l'importance du problème du polymorphisme en Paléontologie. Il arrivera par exemple fréquemment, chez des Ammonites, de trouver, côte à côte, formes minces et formes épaisses, ou encore formes lisses et formes tuberculées, et de se demander s'il s'agit d'un simple polymorphisme ou de deux espèces distinctes. Un tel problème est-il susceptible de réponse ? A cet effet, deux voies essentielles me paraissent devoir être explorées.

1. La comparaison avec les données obtenues sur les espèces actuelles par les zoologistes et les généticiens. Quand le polymorphisme sera mieux connu, étudié dans les groupes les plus variés, quand son déterminisme génétique, son contrôle écologique, seront bien étudiés, sans aucun doute serons-nous mieux placés pour interpréter correctement les données paléontologiques.

Et il faut souhaiter que ces études sur l'actuel ne se limitent pas au polychromatisme, au polymorphisme des caractères qualitatifs, mais qu'elles abordent aussi le problème du polymorphisme quantitatif, même si son étude et notamment la mise en évidence de son déterminisme génétique polyfactoriel est plus complexe.

De là résulte la nécessité absolue, pour le paléozoologiste, d'une formation très poussée de biologiste et de généticien, et le souci constant de traiter ses fossiles comme des êtres vivants et non comme de simples "marqueurs".

D'où également la nécessité de contacts fréquents entre néo et paléozoologistes, à l'occasion par exemple de Colloques comme celui qu'organise ici la Société Française de Malacologie.

2. Une seconde voie, très féconde, pour résoudre le problème du polymorphisme, réside dans l'analyse dans le temps de l'évolution des populations.

Partons d'une population bimodale, où coexistent deux types qui peuvent être soit deux espèces sympatriques proches, soit deux morphes infraspécifiques. Trois cas peuvent se présenter, si nous pouvons suivre le sort de ces populations dans le temps, qui sont schématisées sur la fig. 2.

a. Les deux formes observées à un niveau donné divergent nettement dans les niveaux successifs, alors qu'au contraire elles se rapprochent ou se confondent vers le bas (fig. 2A). Dans ce cas, il y a indiscutablement cladogénèse et apparition de deux taxons nouveaux. Les formes en question peuvent être considérées comme des espèces incipientes.

b. Les deux formes évoluent de façon rigoureusement parallèle tout au cours de leur histoire (fig. 2B), sans montrer aucune tendance à s'écarter l'une de l'autre. Dans ce cas, il semble que l'interprétation de ces deux formes en tant que morphes infraspécifiques soit le plus probable. Ce cas est celui déjà cité de l'évolution des *Kosmoceras*.

c. La distribution des formes dans le temps est irrégulière et

se modifie d'un niveau à l'autre, certains morphes pouvant disparaître temporairement (fig.2c). Ce cas serait celui des *Dactylioceras* où la forme épaisse semble manquer dans l'horizon à Tenuicostatum.

Une telle situation pourrait s'expliquer par la migration temporaire d'une des formes hors de la zone étudiée. Mais elle semble plutôt en faveur du polymorphisme, où l'expression des divers morphes est liée au rôle de la sélection diversifiante, qui peut agir de façon différente d'un niveau à l'autre, comme elle joue de façon différente d'une région à l'autre dans beaucoup d'espèces actuelles (voir par exemple la variabilité de la distribution des diverses formes de Littorines décrites par G.F. Sacchi, 1974).

Conclusions

Ces quelques considérations montrent que le problème du polymorphisme peut être abordé de façon scientifique par le paléontologiste et que sa solution, au moins dans les cas favorables, n'est pas hors de notre atteinte. Il mérite en tout cas de recevoir de la part des chercheurs une attention soutenue. Il peut en effet présenter des conséquences importantes dans divers domaines. En mode de conclusion, je me contenterai d'en évoquer brièvement deux.

1. Polymorphisme et taxinomie : Les paléontologistes continuent à utiliser et même à créer, des noms d'espèces et de genres, parfois distincts pour des formes qui paraissent ne représenter que des morphes infraspécifiques. Chez les Ammonites, par exemple, la coutume persiste de placer dans des sous-genres différents les formes macroconques et microconques, (Callomon, 1963 ; Elmi, 1969) et bien des spécialistes qui admettent la réalité du dimorphisme sexuel dans ce groupe, n'en continuent pas moins à créer des taxons nouveaux pour ces formes. J'ai moi même employé jadis (1963) cette nomenclature, et je l'ai utilisée plus haut dans ce texte.

Cependant, il y a ici un illogisme foncier, en contradiction avec les règles de la nomenclature zoologique, conduisant à une utilisation totalement aberrante des unités fondamentales de la systématique que sont le genre et l'espèce. Il faudra bien se résoudre à réunir un jour dans la même espèce les formes diverses qu'elle peut présenter. Cette procédure est déjà préconisée par beaucoup d'auteurs (Palframan, 1966, 1967 ; Schmidt-Effing, 1975). La nomenclature y gagnera en clarté et en simplicité, sans que la valeur de l'information, ou l'utilité stratigraphique des taxons y perde rien. Car l'adoption d'une conception biologique plus large des espèces ne doit pas en appauvrir la connaissance, mais conduire au contraire à une analyse plus fine de leur structure et de leur évolution.

Il reste certes de nombreux cas où une telle modification est encore délicate. Il convient cependant d'éviter à tout prix une inflation d'espèces et de sous-genres purement typologiques et dépourvus de toute signification biologique.

2. Polymorphisme et évolution : Le polymorphisme tel que nous l'avons défini joue-t-il un rôle important dans l'évolution ? Les espèces polymorphes évoluent-elles plus facilement que les espèces monomorphes ? Tout dépend des mécanismes, non étudiés ici, qui expliquent ce phénomène. Dans la mesure où les thèses neutralistes, attribuant dans ce phénomène un rôle prépondérant au hasard, perdent du terrain et où le rôle de la sélection, et surtout de la sélection diversifiante semble fondamental (M. Lamotte et J. Coursol, 1974 ; G. Pasteur, 1974), certains morphes ne vont-ils pas se développer dans des conditions déterminées du milieu et, en éliminant les autres "solutions", donner naissance à de nouveaux taxons ?

C'est sans doute ce qui arrive dans le cas des *Dactylioceras*, si l'explication de leur variabilité par le polymorphisme s'avère bien fondé. En effet, au-dessus de la zone à Tenuicostatum, les morphes comprimés du type "*Orthodactylites*" disparaissent et seules persistent les formes du type *Nodicoeloceras*, qui peuvent alors être considérées comme formant un genre biologique. Ceci montrerait que certains morphotypes peuvent présenter un devenir évolutif réel et justifie la tendance qu'ont beaucoup de paléontologistes à les désigner par un nom latin.

La signification évolutive du polymorphisme est un des nombreux problèmes que le paléontologiste doit poser aux généticiens, tout en en cherchant la trace dans l'évolution des structures des espèces qu'il étudie dans le passé.

Bibliographie sommaire

Il faut tout d'abord citer deux importants ouvrages collectifs:

- Le Polymorphisme dans le règne animal. Volume publié sous le direction de Maxime LAMOTTE. *Mém. Soc. Zoologique de France, 37,* Paris, 1974, 562 p.

- Sexual Dimorphism in fossil Metazoa, and taxonomic implications. Edit. by G.E.G. WESTERMANN. *Intern. Union. Geol. Sci.,* sér. A, *1* ; Schwarzerbartsche Verl., Stuttgart, 1969, 252 p., 13 pl.

Ont été en outre cités dans cet article :

AMBROISE D. et GEYSSANT J.R., 1974 - Analyses biométriques univariée et multivariée du dimorphisme chez une population de Gastéropodes du Lutétien du Bassin de Paris *(G. Sycostoma). Bull. Soc. Géol. France* (7), *16,* (4), p. 362-364, 3 pl.

ARKELL W.J., 1957 - Mesozoic Ammonites, in Moore R.C., *Treatise of Invertebrate Paleontology,* Part L ; Mollusca *4*, p.80-490, fig. 124-558.

BOCQUET C., 1974 - Le Polychromatisme des invertébrés marins : approche qualitative du phénomène, *in* Polymorphisme dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. France, 37,* p. 15-40.

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites, *Trans. Leicester lit. phil. Soc., 57,* p. 21-56.

CONTINI D., 1969 - Les *Graphoceratidae* du Jura franc-comtois, *Ann. Scient. Univ. Besançon,* Géologie, *7,* 95 p., 24 pl. (atlas).

ELMI S., 1969 - Remarques sur la Nomenclature appliquée aux "Dimorphes" chez les Ammonites jurassiques *in* Sexual dimorphism in fossil Metazoa, *Intern. Union. Geol. Sci.,* sér. A, *1,* p. 165-166.

GUEX J., 1973 - Dimorphisme des *Dactylioceratidae* du Toarcien, *Eclog. Geol. Helv., 66,* (3), p. 545-583, 47 fig., 3 pl.

GUEX J., 1974 - Un nouveau problème de classification chez les *Dactylioceratidae (Ammonitina, Cephalopoda), Eclog. Geol. Helv., 67,* (2), p. 419-425, 2 fig., 1 tabl.

HOWARTH M.K., 1973 - The stratigraphy and ammonite Fauna of the Upper liassic gray shales of the Yorkshire Coast, *Bull. British. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 24,* (4), p.237-277, 6 fig., 9 pl.

LAMOTTE M. et COURSOL J., 1974 - Mutation, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme facteurs de maintien du Polymorphisme *in* Polymorphisme dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. France, 37,* p. 443-471.

MAKOWSKI H., 1962 - Problems of Sexual Dimorphism in Ammonites, *Paleont. Polonica, 12,* p. 1-92.

MAUBEUGE P.L., 1957 - Les Ammonites de la zone à *Dactylioceras semicelatum-tenuicostatum* dans l'Est de la France et plus spécialement dans le Grand-Duché de Luxembourg. *Arch. Sect. Sc. Inst. Grand-Duché Luxembourg,* N.S., *24,* p. 189-226, 30 pl.

MUNIER-CHALMAS E.P., 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme chez les Ammonitidés, *Bull. Soc. Géol. France* (3), *20,* p.CLXX-CLXXIC.

ORBIGNY A. d', 1840 - Paléontologie Française , Terrains crétacés, Céphalopodes, Paris, 662 p., 148 pl.

PALFRAMAN D.F., 1966 - Variation and ontogeny of some Oxfordian Ammonites. *Taramelliceras richei* (de Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel) from Woodham Bukingamshire. *Palaeontology, 9,* pl.2, p. 290-311, pl. 48-52.

PALFRAMAN D.F., 1967 - Variation and ontogeny os some Oxford clay Ammonites *Distichoceras bicostatum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orb.) from England, *Palaeontology, 10,* pl. 1, p. 60-94, pl. 10-13.

PASTEUR G., 1974 - Génétique biochimique et populations ou : Pourquoi sommes-nous polymorphes ? *in* Polymorphisme dans le règne animal, *Mém. Soc. Zool. France, 37,* p. 473-531.

SACCHI G.F., 1974 - Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe : points de vue d'un écologiste *in* Polymorphisme dans le règne animal, *Mém. Soc. Zool. France, 37,* p.61-101.

SCHMIDT-EFFING R., 1972 - Die *Dactylioceratidae*, eine Ammoniten-Familie des unteren Jura, *Münster. Forsch. Geol. Paläont., 25/26,* 255 p., 19 pl.

SCHMIDT-EFFING R., 1975 - Taxonomie une Dimorphismus bei Unterjura Ammoniten, Eine Erwiderung zu GUEX' "Dimorphisme des *Dactylioceratidae* du Toarcien", *Eclog. Geol. Helv., 68* (1), p.79-86.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de Paléontologie quantitative, *Public. Univ. Dijon, 29,* 500 p., 58 pl. (atlas).

TINTANT H., 1966 - La notion d'espèce en Paléontologie, *Mises à jour Scient., 1,* p. 273-294.

TINTANT H., 1969 - L'espèce et le temps : point de vue du Paléontologiste, *Bull. Soc. Zool. France, 94* (4), p. 559-576.

VAVILOV V., 1922 - The law of homologous series in variation, *Journ. Genet., 19,* p. 47-87.

WESTERMANN G.E.G., 1964 - Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedentung für die Taxonomie der *Otoitidae*,*Palaeontographica*, Abt. A, *124,* p. 389-412.

Légende de la planche I :
Polymorphisme des *Kosmoceras*

Fig. 1 : *Kosmoceras* sp., forme anormale (x 1,4)
1a : face fourvue de forts tubercules latéraux, identique à *Kosmoceras* (Kosmoceras) *baylei* Tintant.

1b : face dépourvue de tubercules latéraux, proche de *Kosmoceras (Zugokosmoceras) jason* (d'Orb.)
Callovien moyen (zone à Jason), Corlay (Saône-et-Loire).
Coll. Pertuizot, Institut des Sciences de la Terre, Dijon.

Fig. 2 : *Kosmoceras (Kosmoceras) baylei* Tint., (x 1)
forme macroconque à tubercules latéraux bien développés.
Callovien moyen, Mamers (Sarthe) Coll. d'Orbigny, Inst. Pal. Musée Paris.

Fig. 3 : *Kosmoceras (Gulielmiceras) gulielmii* (Sow.), (x 1)
forme microconque à tubercules latéraux bien développés, dimorphe du précédent.
Callovien moyen, Jugy (Saône-et-Loire), Coll. Inst. Sci. Terre, Dijon.

Fig. 4 : *Kosmoceras (Zugokosmoceras) jason* (d'Orb.), (x 0,9)
forme macroconque dépourvue de tubercules latéraux.
Callovien moyen, Jugy (Saône-et-Loire). Coll. Inst. Sci. Terre Dijon.

Fig. 5 : *Kosmoceras (Gulielmiceras) complanatum* Tint., (x 1)
forme microconque, dépourvue de tubercules latéraux, dimorphe de la précédente.
Callovien moyen, sous-zone à Obductum, le Grand Four, Mâcon (Saône-et-Loire). Coll. Inst. Sci. Terre Dijon.

Toutes ces formes proviennent du même niveau (zone à Jason, sous-zone à Jason), à l'exception de la dernière dont le type provient de la sous-zone immédiatement supérieure, mais qui a été également trouvée dans la zone à Jason. Bien qu'attribuées généralement à des espèces et des sous-genres différents, elles ne représentent sans doute que quatre formes d'une même espèce.



Planche I

Légende de la planche II :
Polymorphisme des Dactylioceratidés

A. Morphe épais (type *Nodicoeloceras*)

Fig. 1 : grand individu macroconque, à tours internes très épais et tuberculés, proche de *N. acanthicum* (d'Orb.).

fig. 1a : vue latérale
fig. 1b : vue orale.

Fig. 2a, b : nucleus à section très épaisse, côtes internes fibulées et tubercules très développés (cf. *D. (Orthodactylites) clevelandicum* Howarth, 1973, pl.3, fig.2).

fig. 2a : vue latérale
fig. 2b : vue orale.

Fig. 3 : Microconque à section épaisse. Noter la diminution considérable de l'épaisseur dans le dernier tour, et la persistance des tubercules.

B. Morphe comprimé (type *Orthodactylites*)

Fig. 4 : Macroconque à section comprimée dès les tours internes, à côtes fines et non tuberculées, proche de l'holotype de *D. (O) clevelandicum* (Howarth, 1973, pl. 3, fig. 1a, b).

fig. 4a : vue latérale
fig. 4b : vue ventrale
fig. 4c : vue ventrale du nucleus.

Fig. 5 : Nucleus à section comprimée, très semblable aux tours internes de l'exemplaire précédent.

fig. 5a : vue latérale
fig. 5b : vue ventrale.

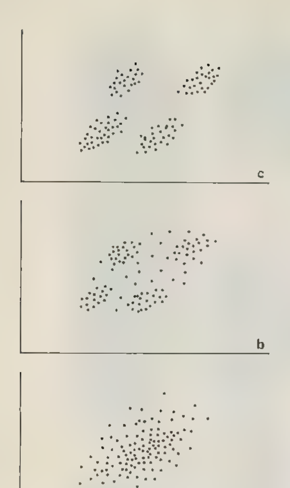
Fig. 6 : Petit microconque adulte, avec loge d'habitation longue d'un tour et quart et montrant la modification caractéristique de l'ornementation sur sa partie distale.

fig. 6a : vue latérale
fig. 6b : vue ventrale.

Tous les individus sont figurés en grandeur nature ; ils proviennent tous de la tranchée de la route express de Pouilly-en-Auxois à Dijon, commune d'Echanay, près Sombernon, et sont originaires du même horizon (zone à Tenuicostatum, sous-zone à Clevelandicum). Collections Institut des Sciences de la Terre, DIJON.



Planche II



Légende des figures

Fig. 1. Diverses structures possibles d'une population, schématisée en diagrammes de dispersion.

A – population homogène, monomorphe.

B – population montrant un polymorphisme imparfait : les individus se concentrent en 4 nuages réunis par des intermédiaires plus ou moins abondants.

C – population polymorphe, formée de 4 nuages nettement séparés.

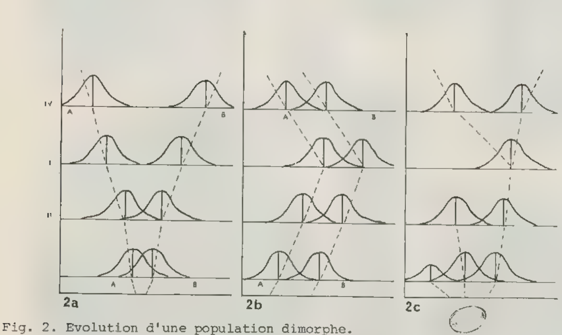


Fig. 2. Evolution d'une population dimorphe.

2a – les deux formes A et B divergent progressivement. Il y a présomption de cladogenèse, et les deux formes peuvent être considérées comme des espèces.

2b – les deux formes évoluent de façon rigoureusement parallèle. Il y a ici présomption de dimorphisme intraspécifique.

2c – les formes A, B, C se distribuent de façon différente à chaque niveau. Il y a en ce cas présomption de polymorphisme.

SOMMAIRE

Pages

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 71-95

DIFFERENCES CHRONOLOGIQUES DANS L'EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES DIMORPHES D'UNE MEME LIGNEE (AMMONOÏDES JURASSIQUES)

par Serge Elmi*

RESUME

Les phases de typogénèse sont hétérochrones dans les ensembles étudiés ; elles sont plus précoces soit chez les microconques, soit chez les macroconques. Il faut admettre que la malléabilité évolutive de la coquille est différente, à certaines époques, chez les deux composants d'un même couple dimorphe. Cette différence peut être à l'origine du dimorphisme très marqué que l'on peut souvent constater, en particulier chez les formes oxycônes (*Oppeliidae* par exemple).

L'apparition puis l'accentuation du dimorphisme peuvent être liées à des différences dans le taux d'évolution entre groupes du même ensemble taxinomique. Les divergences s'accentuent au cours du temps, accélérées par le décalage des typogénèses. Ainsi peut s'expliquer l'apparition très lente du dimorphisme dans certains groupes, ou sa différenciation brutale dans d'autres.

Au sein des lignées macro ou microconques peut aussi apparaître un polymorphisme affectant la taille et les critères dimensionnels.

CHRONOLOGIC DIFFERENCES IN THE MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF DIMORPHIC TYPES IN A LINEAGE (JURASSIC AMMONOIDEA)

SUMMARY

Typogenetic phases are heterochronous in the ammonites here studied. Depending on the groups, these phases are precocious in the macroconch lineages or in the microconch. It is necessary to admit that the evolutive ability of the shell is different in the two components of a same dimorphic pair. This difference can be at the origin of the stark dimorphism often developed in the oxyconic shells.

The apparition, then the accentuation, of the dimorphism can be induced by differences in the evolution rate between groups of the same taxon. Differences become more marked with time, accelerated by the heterochronous typogenesis. Then, we can explain the slowness or the rapidity of the differenciation of dimorphism according to the group taken into consideration.

Within the micro or macroconch lineages, a polymorphism which affects the size can also appear.

---

* Département des Sciences de la Terre et Centre de Paléontologie stratigraphique associé au C.N.R.S. (LYON). 15-43 bd. du 11 Novembre 1918, 69621 VILLEURBANNE.

L'existence de paires dimorphes (micro-macroconques) est établie dans de nombreux groupes d'ammonites jurassiques. Il faut distinguer deux types de dimorphisme, le premier portant essentiellement sur la taille (dimorphisme dimensionnel), le second, plus accentué, affectant aussi la morphologie générale de la coquille (dimorphisme qualitatif).Ce dernier se développe surtout à partir du Lias supérieur.

Les modalités d'apparition du dimorphisme ont encore été peu étudiées. On a parfois suggéré que les petites formes (microconques) étaient néoténiques mais cette hypothèse (J. Guex, 1970) ne peut être retenue que dans de rares cas très précis. En outre, on admet que l'évolution des lignées monomorphes semble souvent être parallèle. L'étude de plusieurs groupes dont les modalités évolutives sont maintenant bien connues montre que ce n'est pas une règle générale. L'un des ensembles de la paire dimorphe montre fréquemment un retard dans l'acquisition des caractères évolutifs.

Nous étudierons trois cas de décalages chronologiques dans des groupes qui ont fait l'objet de monographies récentes (D. Contini, 1969 pour les *Graphoceratinae* ; S. Elmi, 1967 pour les *Hecticoceratinae* ; J. Gabilly, 1973 pour les *Hildoceratinae*). Pour ne pas compliquer l'exposé par des problèmes taxinomiques, nous considérerons surtout les principaux stades évolutifs et les structures qui les caractérisent.

1. Les *Hecticoceratinae* du Bathonien - Callovien.

Ils appartiennent au vaste ensemble des *Oppeliaceae* et ils sont affectés par un fort dimorphisme tant dimensionnel que qualitatif.

a. Caractères des microconques. Les microconques se différencient par une taille maximum nettement plus faible, par un péristome orné d'une spatule (oreillette) portée par un pédoncule plus ou moins long. L'enroulement est moins rapide que chez les macroconques; le stade adulte est marqué par des irrégularités de la croissance qui donnent une impression de "déroulement" ("enroulement oecotraustique"). Les particularités ornementales sont nettes ; elles s'accusent au cours de l'évolution alors qu'elles sont faibles dans le groupe-souche des *Oppeliinae* bajociens. Chez ces derniers, ce sont surtout les courbes de croissance de la hauteur H qui permettent de séparer les nucléus d'*Oecotraustes* microconques (H minorant) et ceux des *Oppelia* macroconques (H majorant) de même taille.

Chez les *Hecticoceratinae*, le dimorphisme peut être compliqué par un polymorphisme apparaissant dans les séries monomorphes. Ainsi, chez les *Hecticoceras (Chanasia) macroconques* de la sous-zone à Ardescium du Callovien inférieur, existent trois ensembles (S. Elmi, 1967, p. 789). Le diamètre maximum de *H.* (*C.*) *navense* Rom. ne dépasse guère 75 mm ; *H.* (*C.*) *chartroni* Pet. atteint 100 mm et la taille de *H.* (*C.*) *ardescicum* Elmi se situe autour de 150 mm. Des particularités ornementales s'ajoutent à ces différences dimensionnelles tranchées. *H.* (*C.*) *navense* ne possède jamais de tubercules latéraux ; les côtes internes sont tuberculisées à la fin du phragmocône de *H.* (*C.*) *chartroni* ; chez

H. (C.) ardescicum, les tubercules latéraux existent sur tout le phragmocône. Ces différences sont de même nature que celles que l'on note dans certains groupes à dimorphisme peu marqué (Lias, Primaire).

En conséquence, quelles que soient les significations réelles de ces polymorphismes, il est difficile d'établir l'équivalence entre macroconques à péristome simple et microconques à languettes, que ce soit au niveau spécifique ou subgénérique. Les lignées monomorphes ont alors été considérées comme genres morphologiques distincts. L'hétérochronie des phases typogénétiques est un argument supplémentaire pour cette interprétation systématique.

b. Grandes lignes de l'évolution (cf. S. Elmi, 1967, p. 775-791). Les modalités évolutives les plus significatives affectent l'aire ventrale (externe). Au cours du Jurassique moyen, les *Hecticoceratinae* subissent trois typogénèses principales (apparition de caractères originaux) de la région externe (T2, T3, T4 ; cf. S. Elmi, 1967).

La typogénèse T2, à partir des *Oppeliinae*, provoque le renforcement de l'extrémité distale des côtes externes, conséquence de l'élargissement de l'aire ventrale (structure *Zeissoceras*). Puis (T3), on note l'acquisition de tubercules périmarginaux délimitant une aire ventrale tectiforme (structure *Prohecticoceras*). La typogénèse T4 amène la disparition des tubercules marginaux ; la section ventrale devient ovale ou ogivale (structure *Lunuloceras*).

c. Dimorphisme et évolution. L'acquisition des tubercules périmarginaux (T3) est nettement hétérochrone dans les deux ensembles monomorphes. La structure *Prohecticoceras* apparaît dès le Bathonien inférieur (S. Elmi, 1971) chez les macroconques - sous-genre *Hecticoceras* (*Prohecticoceras*) - tandis que d'autres groupes plus conservateurs gardent la livrée *Zeissoceras*.

Les microconques n'acquièrent de tubercules qu'au début du Callovien (*Jeanneticeras*). Les formes bathoniennes (*Paroecotraustes*, *Nodiferites*) montrent une tendance au renforcement distal des côtes. Il faut aussi remarquer que la tuberculisation s'accentue au cours de l'ontogénèse des macroconques. La petite taille des microconques est ainsi partiellement responsable de ce décalage évolutif.

Le déroulement de la typogénèse T4 montre aussi des anomalies. Avec le Callovien moyen apparaissent des structures à section ovale non tuberculée aussi bien chez les macroconques (*Lunuloceras*, *Putealiceras*) que chez les microconques (*Lemoineiceras*). Cependant, plusieurs ensembles macroconques possèdent encore la section de type *Prohecticoceras* (derniers *Prohecticoceras* et *Hecticoceras*, *Bonarellites*, *Ankobites*). Or, on ne connait actuellement aucun microconque dont la morphologie reste aussi conservatrice.

Ce premier exemple montre que le taux d'évolution du caractère phylétique le plus important est différent chez les macroconques et chez les microconques. Mais le décalage évolutif n'est pas toujours dans le même sens. Pendant le Bathonien, ce sont les microconques qui restent conservateurs en même temps que les particularités liées au dimorphisme s'accentuent. Au Callovien moyen, au contraire, certains macroconques demeurent archaïques alors que, semble-t-il, les microconques ont acquis, dans leur très grande majorité, les structures

évolutives. Les différences morphologiques entre micro et macroconques de structure *Lunuloceras* s'atténuent alors.

D'une manière plus générale, le dimorphisme s'accuse progressivement chez les *Oppeliaceae*. Ils dérivent des *Euaptetoceras* qui ne semblent guère montrer qu'un dimorphisme dimensionnel, particulièrement sensible dans le groupe d'*E. klimakomphalum* (Vac.). La différenciation s'effectue par exagération péristoméale et par des décalages de l'évolution morphologique. Ainsi, peuvent apparaître des structures très différentes chez micro et macroconcues.

La plus ou moins grande netteté du dimorphisme semble ainsi liée au mode et au taux d'évolution de chaque élément de la paire. Les divergences les plus fortes apparaissent quand les décalages sont cumulatifs et se combinent à ce que J. Guex (1970) a appelé le "retard ontogénique" des microconques.

2. Les *Graphoceratinae* (Aalénien moyen - Bajocien basal).

Ils sont affectés par un dimorphisme dimensionnel et qualitatif. Les microconques possèdent des péristomes auriculés, mais leur ornementation demeure assez proche de celle des macroconques bien que les divergences s'accentuent au cours de l'évolution de la sous-famille. Les ensembles monomorphes sont séparés au niveau subgénérique.

L'évolution d'ensemble a été retracée par D. Contini (1969). J'insisterai ici sur le tracé de la côte, en particulier dans sa région ventrale. Ce critère présente une évolution nettement polarisée : "les côtes primaires et les côtes secondaires forment un angle de plus en plus marqué au cours de l'évolution" (D. Contini, 1969, p. 80). Parallèlement, on passe de côtes projetées ventralement à une costulation rétroverse (fig. 1).

Chez les macroconques, le tracé de la costulation est d'abord falcoïde avec un arc externe nettement projeté vers l'avant. Cette structure projetée, héritée des *Leioceratinae* ancestraux, se maintient pendant l'Aalénien moyen (avec *Ludwigia* s.l.) et au début de l'Aalénien supérieur avec les premiers *Graphoceras* du groupe *concavum* (Sow.).

Quelques variantes montrent alors une tendance à la rétroversion de la partie externe de la côte. Cette structure rétroverse sera quasi-dominante au début du Bajocien (horizon à Formosum) avec, entre autres, *G. fallax* (Buckm.), *G. formosum* (Buckm.), *G. limitatum* (Buckm.). Enfin, sur les derniers représentants macroconques du groupe (*Hyperlioceras*), la costulation, falciforme sur le jeune, disparaît rapidement et l'aire ventrale forme un replat dominé par une haute carène.

Chez les microconques, la structure rétroverse, accompagnée par un angle marqué entre parties interne et externe de la costulation est dominante dès l'Aalénien moyen avec les *Pseudographoceras* et elle se maintient pendant l'Aalénien supérieur (majorité des *Ludwigella*). Puis, quand ce type d'ornementation devient prépondérant chez les macroconques (horizon à Formosum), les microconques (*Braunsina*) montrent une ornementation plus flexueuse avec un angle d'inflexion moins aigu. Enfin la différenciation ventrale des *Hyperlioceras* ne semble pas avoir d'équivalent chez les microconques.

Donc, pour le caractère étudié (ornementation latérale), l'évolution est complètement décalée. La structure rétroverse apparaît très précocement sur les microconques, tout en n'étant pas exclusive. Elle est tardive chez les macroconques. Dans le même intervalle de temps, le dimorphisme dimensionnel s'accentue par diminution du diamètre maximum des microconques. En outre, les modalités de croissance sont différentes. L'enroulement est généralement plus lent chez les microconques dont la hauteur croît de façon minorante, alors qu'elle est majorante chez les macroconques (fig. 2).

L'étude des *Graphoceratinae* montre donc encore une accentuation du dimorphisme au cours de l'évolution : exagération du dimorphisme dimensionnel, décalages de l'évolution morphologique, effets de la divergence des courbes de croissance.

3. Les *Hildoceras* (Toarcien moyen).

Les *Hildoceras* sont affectés par un dimorphisme dimensionnel qui est longtemps passé inaperçu. Récemment, quelques auteurs l'ont signalé (J. Guex, 1970 ; J. Gabilly, 1973 ; S. Elmi *et al.*, 1974) sans l'utiliser comme critère taxinomique. Afin de mieux reconnaître ce dimorphisme, il convient d'abord de bien séparer les adultes des individus immatures.

a. Caractérisation de l'adulte. Les cloisons, d'abord fortement espacées, se resserrent en fin de croissance chez l'adulte, micro ou macroconque. Dans les cas extrêmes (pl. 4, fig. 6), la dernière cloison s'appuie presque sur la précédente. Au contraire, les individus immatures conservent des cloisons nettement écartées (pl. 4, fig. 1).

Outre les modifications de l'espacement cloisonnaire, le principal critère consiste en une spécialisation irréversible de l'ornementation. Le matériel exceptionnelement bien conservé des gisements dits de "La Verpillière" (Isère) et du Belaïch (horst de Rhar Roubane, Ouest algérien) en permet une bonne analyse.

Le bel *Hildoceras bifrons* (Brug.) macroconque de St-Quentin-Fallavier (Pl. 3, fig. 4) est un exemplaire complet muni du péristome ; il est recouvert d'un pseudo-test ayant parfaitement préservé les stries d'accroissement. La costulation s'affaiblit sur l'adulte jusqu'à disparaître pour faire place à une ornementation uniquement striée, récapitulant la forme des ouvertures successives. L'exemplaire 10 804 (fig. 3 b, f ; pl. 1, fig. 5) montre que la forme des stries d'accroissement n'est pas identique à celle des côtes. Quand il y a un sillon latéral, il s'efface progressivement sur la loge et disparaît près du péristome. Dans certains cas (pl. 4, fig. 6), le rebord externe du sillon s'exagère en même temps que ce dernier disparaît. On obtient alors une carène spirale qui se développe sur la loge.

La région péristoméale parfaitement conservée de l'exemplaire 11890 (pl. 3, fig. 4) permet de constater que la croissance se fait par adjonction de couches coquillières à l'intérieur de la paroi de l'ancien péristome. Les parties récentes s'encapuchonnent ainsi dans les parties anciennes. Les éventuelles cicatrices péristoméales, assez

fréquentes, dessineront alors des bourrelets sur le moule interne. Il est à souligner que ce mode d'accrétion de la coquille n'est pas général chez les ammonites. Les *Perisphinctidae* montrent le mécanisme inverse (renseignement de R. Enay).

Les cicatrices péristoméales sont assez rares chez les moules internes des macroconques (pl. 4, fig. 2). Par contre, elles sont fréquentes chez les microconques sur lesquelles elles provoquent un dessin tronçonné du sillon latéral lorsqu'il existe (fig.3e ; pl.1, fig.9).

Le péristome macroconque montre un rostre ventral prononcé (fig. 3 a ; pl. 2, fig. 1) et une apophyse large, arrondie, peu accusée et développée au-dessous du milieu du flanc (fig. 3 b, pl. 3, fig. 4). Le péristome des microconques possède une apophyse nettement plus pointue (fig. 3 d-e ; pl. 1, fig. 1, 9).

Enfin, l'adulte macroconque donne fréquemment l'impression d'un déroulement qui n'est qu'une conséquence de la croissance minorante de la hauteur. Par contre, les microconques adultes, à l'exception des plus primitifs (groupe d'*Hild. sublevisoni*) ont tendance à rester plus involutes (croissance majorante ou harmonique de la hauteur). Cette répercussion du dimorphisme dans le mode de croissance est parfois très nette (fig. 4).

b. Caractères des microconques. En raison de la faible intensité du dimorphisme et de la forte variabilité du groupe, les caractères microcronques portent surtout sur la petite taille associée au rapprochement cloisonnaire. La modification adulte de la costulation, intervenant à un faible diamètre, est aussi un excellent critère (pl. 3, fig. 1).

Les formes ornées d'un sillon latéral montrent une tendance fréquente au trônçonnement de cette rainure. Ce caractère est plus net sur les exemplaires munis d'un pseudotest. Il peut, exceptionnellement, se retrouver sur les macroconques (pl. 4, fig. 2) mais il est alors irrégulier et flou.

Les stries d'accroissement sont plus falciformes chez les microconques ; elles montrent un angle d'inflexion aigu, ce qui est probablement dû à la forme du péristome. Cette zone de rebroussement est plus courbée chez les macroconques.

c. Grandes lignes de l'évolution. Nous prendrons en considération essentiellement des structures et des stades évolutifs concernant le sillon. Les données numériques concernant les peuplements ont été établies d'après des récoltes effectuées dans la coupe 4 du Djebel Nador de Tiaret (Algérie, S. Elmi *et al.*, 1974). Le matériel examiné vient du SE de la France (Mont d'Or lyonnais ; gisements dits de la Verpillière : Saint-Quentin-Fallavier, Panossas (Antouillet), Frontonas (Corbeyssieu) ; Ardèche), d'Algérie occidentale (horst de Rhar Roubane, Dj. Sekika, Dj. Nador de Tiaret) et d'Italie centrale (Ombrie-Marche). Des spécimens originaires des Causses (Aveyron, Lozère) et du Moyen-Atlas marocain (Oued Iblane) ont aussi été utilisés.

Dérivés des *Hildaites* par l'intermédiaire des *Orthildaites*, les premiers *Hildoceras* (stade *sublevisoni*) sont dépourvus de sillon latéral. Ensuite (stade *lusitanicum*) se développent d'abord des formes à

sillon rudimentaire et fugace. Puis, le sillon s'accuse en une gouttière (stade *bifrons*) qui migre progressivement vers le milieu du flanc en même temps que le degré d'involution s'accroît fortement (stade *semipolitum*).

Au point de vue stratigraphie, ces stades évolutifs sont la base de la subdivision en sous-zones dans le domaine méditerranéen, au moins en ce qui concerne les macroconques (sous-zones à Sublevisoni, à Lusitanicum, à Bifrons et à Semipolitum). *Hild. semipolitum* Buck. subsiste à la base de la zone suivante (zone à Variabilis d'Europe du NW, équivalente de la zone à Gradata des régions méditerranéennes).

d. Comparaison entre l'évolution des macroconques et celle des microconques. Les grandes lignes évolutives indiquées ci-dessous ont surtout été établies d'après l'étude des macroconques.

Au stade *sublevisoni* (*Hild. sublevisoni* Fuc., *Hild. caterinii* Bon., *Hild. tethysi* Geczy (1), les microconques présentent souvent une costulation plus courbée et généralement plus dense (*Hild. sublevisoni* f. *graecum* Renz, pl. 1, fig. 1, 2, 8). Cette livrée, sans sillon, se maintient alors que la plupart des microconques et la totalité des macroconques sont au stade *lusitanicum*. De plus, J. Gabilly (1973) a fait remarquer que les tours internes de quelques *Hild. sublevisoni* macroconques possèdent un replat annonçant le futur sillon. Ainsi la tendance à l'apparition du sillon apparaît précocement chez certains macroconques alors que la livrée archaïque persiste sur quelques microconques de la sous-zone à Lusitanicum (*Hild.* aff. *sublevisoni* f. *graecum*, pl. 1, fig. 8). On a un net décalage des tendances évolutives dans les deux ensembles.

Dans les niveaux inférieurs de la sous-zone à Lusitanicum, on trouve donc de rares microconques à structure *sublevisoni* (3 %). Ces derniers disparaissent dans les niveaux supérieurs de la sous-zone où l'on note, au contraire, la présence de quelques individus (7 %) microconques, possédant déjà un sillon marqué et cloisonné (F. Venturi, 1972 , fig. 2 c ; S. Elmi *et al.*, 1974, pl. 3, fig. 6) ; ces microconques "précurseurs" sont connus en Afrique du Nord, en Italie centrale et en Ardèche.

Dans la sous-zone à Bifrons, le dimorphisme est bien marqué et une grande variabilité, portant sur la densité de costulation et sur la forme de la section, affecte micro et macroconques. Cependant, on note que certains morphotypes microconques présentent des caractères plus évolués. C'est le cas d'*Hild. bifrons* f. *angustisiphonatum sensu* Gallitelli Wendt *(non* Prinz*)*, abondant en Mésogée, rare dans le Jura méridional et qui n'est pas signalé plus au Nord. Ce morphotype annonce la structure *semipolitum* par sa densité de costulation, par l'importance du stade strié et par une forte involution. Il ne s'agit pas d'un "transient" puisqu'il coexiste avec des microconques de type *bifrons* plus franc (S. Elmi *et al.*, 1974, p. 62).

---

(1) Le léger sillon observable sur cette espèce n'a pas la même signification car il se situe sur la loge adulte, alors qu'il semble bien que le véritable sillon ait une évolution protérogénétique, apparaissant d'abord sur les tours internes.

Enfin, les derniers niveaux contenant des *Hildoceras semipolitum* (zone à Gradata ; sous-zone à Gemma, en Mésogée) livrent des microconques qui présentent une exagération des caractères *semipolitum*, paraissant ainsi plus évolués que les macroconques ; l'ornementation striée gagne palingénétiquement le phragmocône et l'involution est la plus forte de tout le groupe (*Hildoceras snoussi* nov. sp. ; pl. 4, fig. 3).

Ainsi, chez les *Hildoceras* , l'évolution n'est pas parallèle entre microconques et macroconques. A la fin de l'histoire du genre, elle aboutit à une accentuation du dimorphisme. On a ainsi l'illustration de la façon dont le dimorphisme a pu apparaître, puis se développer jusqu'à donner des "couples" fort disparates. De plus le mécanisme observé chez les *Hildoceras* se place à un moment privilégié de l'histoire des ammonites (Lias supérieur) au cours duquel le dimorphisme s'accentue avec début de différenciation péristoméale. Les *Hildoceras* montrent comment ont pu progressivement se différencier les péristomes microconques à languettes qui ne semblent pas connus de façon certaine avant le Toarcien supérieur. Ainsi, on passe progressivement d'un dimorphisme dimensionnel à un dimorphisme qualitatif.

e. Conséquences nomenclaturales. Sur le plan zoologique, le problème peut sembler simple. Si micro et macroconques sont bien les deux éléments d'un couple à signification réellement sexuelle, il faut les réunir en une seule espèce. La faible intensité du dimorphisme semble favorable à cette solution. Par ailleurs, le type d'évolution des *Hildoceras* montre bien que ce groupe constitue un cline affecté d'une dérive polarisée des caractères morphologiques au cours du temps. Le seul hiatus significatif se situe entre le groupe d'*Hild. sublevisoni* et celui d'*Hild. lusitanicum* avec une nette modification de la livrée et, surtout, des modalités de croissance des critères dimensionnels (fig. 4).

En raison du décalage chronologique de l'évolution ornementale, on se trouve obligé de tenir compte du dimorphisme sur le plan nomenclatural, pour des motifs tant biologiques que stratigraphiques. Prenons le cas des microconques (mâles ?) à sillon tronçonné, associés à *Hild. lusitanicum* :

. si on les rattache à l'espèce *bifrons*, ils n'ont pas - semble-t-il - vécu avec les macroconques (femelles ?) correspondants ; par ailleurs, s'il y a ressemblance très forte avec les formes plus récentes, l'identité morphologique est loin d'être parfaite , les microconques de *bifrons* ayant un cachet plus évolué ; enfin, le risque de confusions stratigraphiques devient trop grand sans avoir de contreparties zoologiques suffisantes ;

. si on les rattache à l'espèce *lusitanicum*, on néglige l'importance des caractères phylétiques qui sont encore les meilleures bases de la systématique des ammonoïdes ;

. au plan biologique, il semble bien s'agir de différences d'ordre spécifique ; nous aurions ainsi une espèce distincte (*Hild.* nov. sp.) ; le macroconque équivalent en est encore inconnu ou nous ne savons pas le reconnaître. L'ensemble *Hild. lusitanicum* et *Hild.* nov. sp. peut être comparé aux "espèces jumelles" de la faune actuelle.

Dans les derniers niveaux de la sous-zone à Lusitanicum, on peut actuellement reconnaître :

- *Hild. lusitanicum* (macroconques) ;
- *Hild. lusitanicum* (microconques) ;
- *Hild.* nov. sp. (microconques à structure *bifrons*).

Le nombre d'individus "évolués" (ou "conservateur") dans un peuplement donné, reste toujours très minoritaire ("élément accessoire" ; fig. 5).

4. Conclusions

La présente étude met en évidence certaines particularités du dimorphisme et du polymorphisme chez les ammonites jurassiques et pose le problème de l'origine de ces différenciations en apportant quelques éléments de réponse.

a. Si certaines lignées microconques montrent un "retard ontogénique" par rapport aux macroconques (cf. J. Guex, 1970), ce n'est pas une règle générale. Ainsi, on retrouve, chez les *Hildoceras* microconques, les différents stades de morphogénèse connus chez les macroconques. Le dimorphisme n'apparaît donc pas obligatoirement par néoténie des microconques, bien que ce processus ne soit pas forcément toujours à exclure.

b. Quand les phases de typogénèse sont hétérochrones, ce sont soit les microconques, soit les macroconques qui ont le taux d'évolution le plus rapide, en fonction du caractère étudié. Le dimorphisme s'accentue seulement quand les décalages deviennent cumulatifs. Ainsi, s'exagère-t-il chez les *Graphoceratinae* et les *Hildoceras* étudiés ici. Par contre, il passe par des phases d'accentuation et d'atténuation chez les *Hecticoceratinae*.

c. Il faut donc admettre que la malléabilité évolutive de la coquille est différente, à certaines époques, chez les deux composants d'un "couple". La potentialité évolutive s'exprimera chez l'un et restera masquée chez l'autre. Ceci amène à s'interroger sur la nature sexuelle du dimorphisme de taille dans de nombreuses lignées "monomorphes". Comme ce polymorphisme (ou dimorphisme) dimensionnel est le seul connu dans de nombreux groupes, il a peut-être, lui, une réelle signification sexuelle (J. Stephanov, 1966 ; S. Elmi, 1967).

d. Le dimorphisme micro-macroconques apparaît et s'accentue par décalage des typogénèses puis s'exprime par des différences dans le développement ontogénétique. Par exemple, la croissance de la hauteur est majorante chez les microconques d'*Hildoceras* alors qu'elle est moins rapide chez les macroconques. Comme l'évolution se fait par accentuation du degré d'involution de la coquille, les microconques paraîtront plus "évolués" relativement à ce caractère. On a donc accentuation des différences surtout quand la même tendance se maintient pendant l'évolution du groupe (fig. 5).

e. En conclusion, le dimorphisme de taille apparaît d'abord (dimorphisme dimensionnel primaire), puis il peut se compliquer par un dimorphisme qualitatif. Enfin, dans des lignées monomorphes différenciées peut ensuite apparaître un polymorphisme dimensionnel secondaire.

5. Appendice : *Hildoceras snoussi* nov. sp. (pl. 4, fig. 3).

Derivatio nominis : de la tribu des Beni-Snouss qui occupe la partie orientale des Monts de Rhar-Roubane (Algérie).
Locus typicus : Djorf Tissdoura, coupe n° 9.
Stratum typicum : partie moyenne du banc de calcaire à oncolithes du Toarcien.
Holotype : Fac. Sc. Lyon, n° 299 517, coll. Elmi.

Diagnose. *Hildoceras* très involute à ornementation striée sur la loge et la fin du phragmocône. Le sillon, très marqué sur les premiers tours, s'atténue à la fin de la partie cloisonnée, tout en restant net. Il est presque recouvert par l'enroulement des tours plus externes. Section comprimée à bord ombilical inexistant ou peu marqué ; mur ombilical arrondi ; région ventrale étroite.

Description complémentaire. L'holotype est un moule interne, en parfait état de conservation et partiellement recouvert d'un test de substitution. Il s'agit d'un individu incomplet possédant le début de la loge d'habitation. Les cloisons sont très resserrées, ce qui indique un individu adulte ou presque. Il s'agit donc d'un microconque dont la partie cloisonnée semble comporter cinq tours.

Sur le phragmocône, et jusqu'à un demi-tour de sa fin, les côtes sont très serrées ; leur relief est faible et irrégulier dans la partie externe ; elles passent sur le sillon latéral en formant des stries perceptibles surtout sur le pseudotest et en dessinant un coude aigu ou légèrement arrondi. Sur la partie distale du phragmocône, toute l'ornementation devient striée et très dense.

Les lignes de suture, partiellement visibles, sont conformes au modèle habituel chez les *Hildoceras*. Elles montrent cependant une allure plus persillée, due à une forte division des éléments essentiels.

Affinités. Par l'ensemble de ses caractères, l'espèce *H. snoussi* rappelle *H. semipolitum* Buckm. mais elle s'en différencie par l'accentuation des critères évolutifs : apparition précoce de la livrée striée, involution plus forte. L'association de ces deux particularités permet de la séparer nettement des *H. semipolitum* microconques les plus répandus en Afrique du Nord (pl. 4, fig. 3), sur lesquels la striation n'apparaît qu'à la fin de la loge. Certains *H. bifrons* microconques peuvent aussi posséder ce caractère dès le phragmocône, mais ils sont nettement plus évolutes. En conclusion, *H. snoussi* présente une morphologie d'*Hildoceras* hyperévolué, impression qui se retrouve aussi à l'examen de la ligne de suture.

Niveau stratigraphique. Toarcien moyen. Zone à Gradata, sous-zone à Gemma. L'exemplaire a été recueilli avec des *Collina gemma* Bon., des

Collinites, des *Porpoceras* et des *Merlaites*, dans la partie moyenne du banc à oncholites. La partie inférieure contient des *H. semipolitum* macroconques; la partie supérieure livre des *Merlaites*.

Références bibliographiques

CONTINI D., 1969 - Les *Graphoceratidae* du Jura franc-comtois. *Ann.Sci.Univ. Besançon*, sér.3, Géol.7, 95 p., 24 fig. XII tabl., XXIV pl.

ELMI S., 1967 - Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Doc. Lab.Géol.Fac.Sci.Lyon, 19*, (1-3), 845 p., 206 fig., 17 pl.

ELMI S., ATROPS F. et MANGOLD C., 1974 - Les zones d'ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. Première partie : Domérien-Toarcien. *Doc.Lab.Géol.Fac.Sci.Lyon, 61*,p.1-83, 17 fig., pl.1-5.

GABILLY J., 1973 - Le Toarcien du Poitou. I - Lithologie et biostratigraphie des ammonites. II - Etude des *Hildocerataceae*.Thèse Univ.Poitiers, 4 vol., Annexe I, 24 fig.; Annexe II, fasc.1, 456 p.; fasc.2, LXIX pl.; fasc.3, 122 fig., 47 tabl.

GUEX J., 1970 - Sur le sexe des ammonites. *Bull.Lab.Géol.Minér.Géophys. Mus.géol.*, Lausanne, *178*, p.1-6.

GUEX J., 1972 - Répartition biostratigraphique des Ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (France) et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier (1931).*Eclogae geol.Helv.*, Bâle, *65* (3), p.611-645, 2 fig., pl.I-XIII.

STEPHANOV J., 1966 - The middle jurassic ammonite genus *Oecotraustes Waagen. Acad.Bulgare Sci. ,Trav.Géol.Bulgarie, sér.Paléon.*, Sofia, *8*, p.29-69, texte-fig. A-B, pl.I-VII.

VENTURI F., 1972 - Evoluzione dei gusci in "*Hildoceratidae*" e biostratigrafia del Toarciano al Monte Serano, Umbria. *Boll.Soc.geol.italiana, 91*, p.25-35, 4 fig.

Planches

Toutes les figures sont en vraie grandeur (X 1). Dimensionset rapports sont donnés dans l'ordre suivant (en millimètres) :

Dm = diamètre maximum ; Dc = diamètre conservé ; Ph = phragmocône ; D = diamètre correspondant aux mesures ; H = hauteur du tour (H/D) ; E = épaisseur du tour (E/D) ; O = diamètre ombilical (O/D).

Les flèches indiquent la fin des phragmocônes ; les croix marquent les principales cicatrices péristoméales.

Les exemplaires dont le niveau stratigraphique précis n'est pas donné proviennent de niveaux condensés ou mal repérés de la zone à Bifrons (Toarcien moyen).

Photos Patricot, Lyon.

Tous les exemplaires figurés sont déposés dans les collections du Département des Sciences de la Terre de Lyon.

Planche 1

Fig. 1 - *Hildoceras sublevisoni* f. *graecum* Renz. Ammonitico-rosso du Djebel es-Sekika (Algérie). Coupe RDS, n° X20. Coll. Atrops, n° 229 501. Microconque complet avec l'ouverture ; noter la double constriction précédant le péristome. Moule interne. Dm= 32,5. A D=30 ; H= 10(0,33) ; O= 13(0,43). A D = 22,5 ; H= 8,5(0,33) ; O= 10,5(0,41). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 2 - *Hildoceras sublevisoni* f. *graecum* Renz. Même gisement. Coll. Atrops, n° 299 502. Microconque presque complet avec 2/3 de tour de loge. Moule interne. Dc= 42 ; Ph= env.28 . A D= 40,5 ; H= 13+(0,32) ; O = 17,5(0,43). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 3 - *Hildoceras sublevisoni* Fucini. Même gisement. Coll. Atrops, n° 299. 503. Macroconque immature avec près d'un demi-tour de loge conservé. Noter le fort espacement cloisonnaire. Moule interne. Mesures légèrement affectées par la déformation spirale. Dc= 59 ; Ph= 44. A D= 59 ; H= 18(0,30) ; E= env. 18 ; O= 27(0,45). A D= 44 ; H= 15(0,34) ; O= 19(0,43). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 4 - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Ammonitico-rosso du Djebel Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 1, n° 96b. Coll.Atrops-Elmi, n° 299 504. Microconque adulte avec le début de la loge, montrant l'approximation des dernières cloisons. Moule interne. Dc= env.37 ; Ph= env.35.

Fig. 5 - *Hildoceras crassum* Mitzopoulos. Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.505. Macroconque adulte ; l'approximation des cloisons est nette sur le flanc non figuré. Noter les nombreuses cicatrices péristoméales. Moule interne partiellement recouvert d'un pseudotest. Dc= env.118; Ph= env.80. A D= 108 ; H= 36 ; E=23,5 ; O= 46,5. Mesures données à titre indicatif en raison de l'irrégularité du pseudotest.

Fig. 6 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Même gisement ; n° 299.506. Microconque adulte avec plus d'un demi-tour de loge conservé. Nombreuses cicatrices péristoméales donnant un net aspect tronçonné au sillon latéral. Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= 48 ; Ph= env.33. A D= 46 ; H= 17(0,37) ; E= 13 (0,28) ; O= 16+(0,35). A D= 41,5 ; H= 16(0,38) ; E= 12(0,28) ; O= 14(0,33).

Fig. 7 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse d'Hières-sur-Amby (Isère). Coll.Roman, n° 299.507. Microconque complet avec une partie de l'ouverture. L'individu est peut-être immature. Noter le tronçonnement du sillon. Moule interne partiellement recouvert d'un pseudotest. Dm= 37,5. A D= 36+ ; H= 12,5(0,34) ; E= 12(0,33) ; O= 14(0,38). A D= 30,5 ; H= 10+(0,32) ; E= 10(0,32); O= 12(0,39).

Fig. 8 - *Hildoceras* aff. *sublevisoni* f. *graecum* Renz. Dj. Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 4, n° 9. Coll. Elmi, n° 299.508. Microconque. Moule interne en calcaire argileux gris. A Dc= 29 ; H= 9,5(0,33) ; O= 11,5(0,30). A D= 24+ ; H= 9(0,37) ; E= 8(0,33) ; O= 9(0,37). Sous-zone à Lusitanicum.

Fig. 9 - *Hildoceras bifrons* Bruguière. Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.509. Microconque adulte ayant conservé un demi-tour de loge. Noter le tronçonnement du sillon lié aux cicatrices péristoméales que l'on observe aussi sur la loge où la costulation se resserre. Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= 56 ; Ph= env.43. A D= 53,5 ; H= 18,5(0,34) ; E= 13,5(0,25) ; O=22-(0,41). A D= 47 ; H= 16,5(0,35) ; E= env.12 ; O= 17,5(0,37).

Fig. 10 - *Hildoceras sublevisoni* Fucini. Ammonitico-rosso du Dj.es-Sekika (Algérie). Coupe RDS, n° X20. Coll. Atrops, n° 299.510. Macroconque immature. Moule interne. Dc= env. 77 ; Ph= env.62.



Planche 1

Planche 2

Fig. 1 a, b - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Oolithe ferrugineuse d'Antouillet près Panossas (Isère), niveau 6. Coll. Elmi n° 14624. Macroconque adulte complet avec péristome et cicatrice péristoméale (X). Moule interne. Dm (à l'extrémité du rostre ventral du péristome) : 151 ; Ph= env. 105-110.
A D= 145 ; H = 37(0,25) ; E= 24(0,16) ; O= 73(0,50).
A D=125,5; H = 36(0,28) ; E= 21,5(0,17) ; O= 60,5(0,48).
Sous-zone à Lusitanicum.

Fig. 2 - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Environs de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.511. Macroconque adulte avec le début de la loge. Noter que l'approximation des cloisons se suit sur plus d'un quart de tour. Le diamètre du phragmocône est semblable à celui de l'exemplaire complet n° 14624 ; moule en calcaire gris. Dc= 120 mm ; Ph: 110. A D= 110 ; H= 33,5(0,30) ; O= 50(0,45)(à titre indicatif en raison de l'usure de la carène).

Fig. 3 a, b - *Hildoceras* aff. *semipolitum* Buckman. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 2, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299.512. Microconque adulte. Sur la loge, conservée sur plus d'un demi-tour, on remarque l'approximation et l'atténuation de la costulation. Moule interne calcaire gris-noir. Dc= 42 ; Ph= env.25 ?.
A D= 31,5 ; H= 13(0,41) ; E= 10(0,31) ; O= 9,5(0,30).
Sous-zone à Semipolitum.



Planche 2

Planche 3

Fig. 1 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière), forme à stade adulte strié, voisine du morphotype *angustisiphonatum* (*sensu* Gallitelli-Wendt). Oolithe ferrugineuse d'Hières-sur-Amby (Isère). Coll. Roman, n° 299.513. Microconque adulte avec une grande partie de la loge. Moule interne. Dc= 54,5. A D= 54,5 ; H= 19(0,34); O= 21+(0,38). Remarquer la similitude des critères dimensionnels avec l'exemplaire n° 299.509 (pl.1, fig. 9) dont la costulation est pourtant très différente.

Fig. 2 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.514. Macroconque immature ; la loge est conservée sur 2/3 de tour. Les cloisons sont encore fortement espacées (caractère non visible sur le cliché). Noter les nombreuses cicatrices péristoméales à apophyse large et arrondie. Moule interne. Dc= 61,5 ; Ph= env. 41. A D= 61+ ; H= 20(0,32) ; E= 18(0,29) ; O= 26,5(0,43). A D= 54,5 ; H= 18,5(0,34) ; E= 15,5(0,28) ; O= 21(0,38).

Fig. 3 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Le Balduc (Lozère). Coll. Bernier, n° 299.515. Macroconque immature avec près d'un demi-tour de loge. Noter les cicatrices péristoméales (X) dont la partie latérale est plus arrondie que sur les microconques de taille comparable. Moule interne pyriteux. Dc= 55 ; Ph= env. 42. A D= 50 ; H= 18(0,36) ; O= 19(0,38).
A D= 44,5 ; H= 17(0,38) ; E= 13,5(0,30) ; O= 17(0,38).

Fig. 4 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 11.890. Macroconque complet avec péristome . Moule interne revêtu d'un pseudotest. Dm = 188. A D= 185 ; H= 49(0,27) ; E= 33+(0,18) ; O= 91,5(0,49).
A D= 160 ; H= 46,5(0,29) ; E= 31,5(0,19) ; O= 72(0,45).



Planche 3

Planche 4

Fig. 1 - *Hildoceras semipolitum* Buckman. Lanuéjols (Lozère) ; n° 10. 801. Phragmocône d'un macroconque ; le fort espacement cloisonnaire indique un stade encore très juvénile. Moule interne pyriteux. Dc= 62. A D= 62 ; H= 25(0,41¯) ; E= 15,5(0,25) ; O= 19,5(0,31). A D= 46 ; H= 20(0,43) ; E= 12,5(0,27) ; O= 13,5+(0,30). Noter l'important hiatus séparant les critères dimensionnels H et O de ceux des macroconques d'*Hild. bifrons* de taille et de conservation comparables.

Fig. 2 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.516. Macroconque, probablement immature, avec le début de la loge. Remarquer les nombreuses empreintes péristoméales provoquant un léger tronçonnement du sillon sur les tours internes (phénomène rare chez les macroconques). Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= env. 108 ; Ph= env.80-85. A D= 101 ; H= 34(0,33) ; E= 23,5(0,23) ; O=40,5(0,40). A D= 87,5 ; H= 30-(0,34) ; E= 21,5(0,24) ; O= 33,5(0,38).

Fig. 3 - *Hildoceras snoussi* nov. sp. Holotype. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 9, n° 8. Coll. Elmi, n° 299.517. Microconque adulte. Moule interne calcaire revêtu d'un pseudotest. Dc= 61 ; Ph= env.45.A D= 60 ; H= 25(0,42) ; O= 17+(0,28) . A D= 48- ; H= 21(0,43) ; O= 13+(0,25). Zone à Gradata ; sous-zone à Gemma.

Fig. 4 - *Hildoceras semipolitum* Buckman. Dj. Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 3, n° 58. Coll. Atrops-Elmi, n° 299.518. Microconque adulte presque complet. Moule interne en calcaire argileux gris-beige. Dc= env.37. Sous-zone à Semipolitum.

Fig. 5 - *Hildoceras* aff. *semipolitum* Buckman. Variété fortement costée. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 2, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299. 519. Microconque avec une partie de la loge. Nombreuses cicatrices péristoméales. L'apparence de costulation visible sur les tours internes est due au très fort tronçonnement du sillon. Moule interne en calcaire gris-foncé. Dc= 43. A D= 40,5 ; H= 16,5(0,40+) ; E= 13+(0,32); O= 13(0,32). A D= 35 ; H= 14(0,40) ; E= 12+(0,34) ; O= 11,5(0,33).Sous-zone à Semipolitum.

Fig. 6 a, b - *Hildoceras* aff. *bifrons* Bruguière. Forme très évoluée, proche de *H. semipolitum*. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 1, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299.520. Macroconque adulte ; loge conservée sur un demi-tour. Noter les cicatrices péristoméales (X) et la forte approximation des cloisons (fig. 6b). Moule interne en calcaire gris-foncé. Dc= 125, Ph= env.85. A D= 117 ; H= 34,5(0,29) ; O= 53(0,45). A D= 96,5 ; H= 31,5(0,32) ; O=40(0,41). Probablement : sous-zone à Semipolitum.



Planche 4

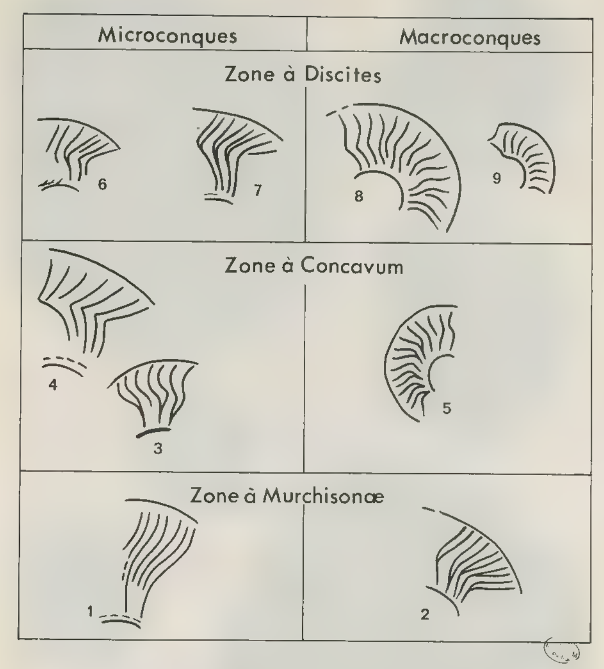


Fig. 1 : Schémas de costulation de quelques *Graphoceratinae*. 1. *Ludwigia (Brasilia) bradfordensis* (Buck.) ; 2. *Pseudographoceras literatum* Buck. ; 3. *Graphoceras concavum* (Sow.) ; 4. *G. v. scriptum* (Buck.) ; 5. *Ludwigella subrudis* (Buck.) ; 6 et 7. *G. limitatum* Buck. ; 8. *Braunsina contorta* Buck. : 9. *B. aspera* Buck.
Dessins d'après S. Buckman (1887-1807) (1, 2, 4, 5, 7 à 9) et D. Contini (1969) (3, 6).

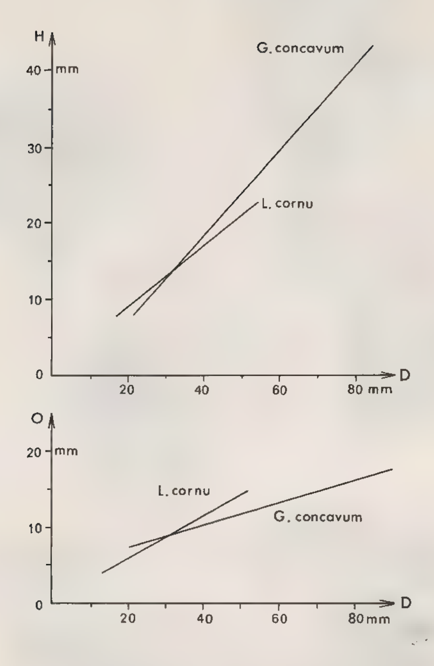


Fig. 2 : Comparaison des courbes de croissance supposées linéaires de la hauteur (H) et de l'ombilic (O) en fonction du diamètre D chez un microconque - *Ludwigella cornu* (Buck.) - et un macroconque - *Graphoceras concavum* (Sow). En partie d'après les données de D. Contini (1969).



Fig. 3. Péristomes et cicatrices péristoméales chez les *Hildoceras*.
a. *Hildoceras lusitanicum* Meist. (pl.2 ; fig.1).
b. *Hild. crassum* Mitz (pl.1 ; fig.5).c. *Hild. bifrons*(Brug.) (pl.3 ; fig.3).
d. *Hild. sublevisoni* f. *graecum* Renz (pl.1 ; fig.1). e. *Hild. bifrons*(Brug.) (pl.1 ; fig.9). f. *Hild. crassum* Mitz (pl.1 ; fig.5). Fig. d à f : X 1,5.

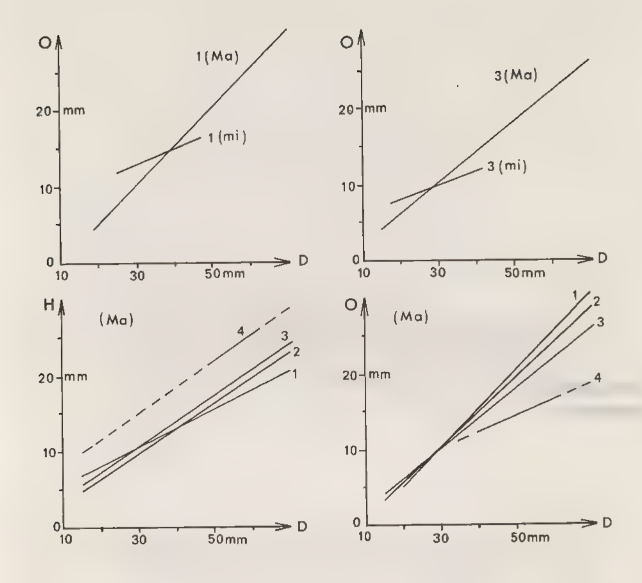


Fig. 4 - Comparaison des coubes de croissance supposées linéaires de la hauteur (H) et de l'ombilic (O) en fonction du diamètre (D), chez quelques *Hildoceras*. 1. *Hildoceras sublevisoni* Fuc., matériel du Dj. es-Sekika (Algérie) ; 2. *H. apertum* Gab., matériel de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; 3. *H. bifrons* (Brug.), matériel de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; 4. *H. snoussi* nov. sp. holotype du Djorf Tissdoura (Algérie). Ma = macroconques ; mi : microconques.

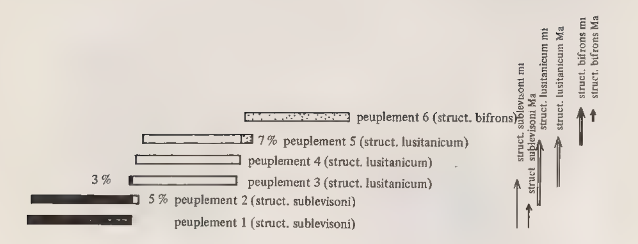


Fig. 5 - Variation verticale des peuplements d'*Hildoceras* dans la zone à Bifrons de la coupe 4 du Djebel Nador de Tiaret (Algérie). Peuplements 1-2 = sous-zone à Sublevisoni. Peuplements 3 à 5 = sous-zone à Lusitanicum. Peuplement 6 = sous-zone à Bifrons.
En noir : structures sublevisoni.
En blanc : structures lusitanicum.
En pointillé : structures bifrons.

Sommaire

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 97-118

A PROPOS DU DIMORPHISME CHEZ LES AMMONITES JURASSIQUES. QUELQUES REFLEXIONS.

par Raymond Enay*

RESUME

L'existence d'un dimorphisme est bien établie maintenant dans la plupart des familles d'ammonites du Jurassique et du Crétacé. Les travaux récents abordent surtout la nature de ce dimorphisme (sans doute sexuel) et son incidence sur la taxinomie, la classification et la nomenclature des dimorphes. Ces problèmes ne se posent au Paléontologiste qu'en raison des difficultés rencontrées souvent dans l'identification des dimorphes. C'est l'objet même de ces réflexions.

Dans les groupes chez qui les oreillettes latérales sont un ornement habituel du péristome des microconques, celles-ci peuvent disparaître ou réapparaître au cours de l'évolution en liaison avec l'augmentation ou la diminution de la taille adulte. Mais rien ne permet d'affirmer l'existence de macroconques avec oreillettes admise par W. Brochwicz-Lewinski.

La réduction des oreillettes dans certaines lignées microconques observée par B. Ziegler et W. Brochwicz-Lewinski ne justifie pas l'hypothèse que ces microconques donnent naissance à des macroconques. L'absence ou la présence des oreillettes n'est pas le seul caractère établissant le dimorphisme et la nature d'un dimorphe.

L'existence de péristomes juvéniles chez les microconques est à nouveau envisagée à partir d'exemples nouveaux. Ces péristomes sont sans doute moins élaborés que les péristomes adultes. Au cours de la croissance ils sont intégrés à la coquille sans nécessité de résorption.

Certains microconques, reconnaissables comme tels en l'absence du macroconque correspondant, représentent des cas extrêmes de dimorphisme. Le problème de leur équivalent macroconque reste entier : dans les groupes envisagés il est difficile d'identifier sûrement des microcroconques, mais il est difficile également d'établir l'état adulte.

---

* Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon et Centre de Paléontologie stratigraphique associé au C.N.R.S., 15-43 boulevard du 11 novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

ON DIMORPHISM IN JURASSIC AMMONITES :
SOME REFLECTIONS

SUMMARY

The hypothesis of dimorphism is well established now for most Jurassic and Cretaceous ammonite families. Recent work discusses chiefly the nature of dimorphism (probably sexual) and its implications for taxonomy, classification and nomenclature of the dimorphs. These questions arise for the paleontologist only because there are often difficulties in assignment of the dimorphs.

In groups whose microconchs normally carry lappets, these can disappear and appear again during evolution coupled with increasing or decreasing adult size. But nothing supports the hypothesis of lappeted macroconchs.

Lappets diminishing in some microconchs lineages described by B. Ziegler and W. Brochwicz-Lewinski do not support the idea that such microconchs then give rise to macroconchs. Absence or presence of lappets is not the only feature for diagnosing dimorphism and the nature of any dimorph.

The form of juvenile peristomes in microconch shells is considered here yet again and new data are presented. Such peristomes are less elaborate than adult ones. During growth they are incorporated in the new part of the shell ; resorption in not needed.

In some extreme cases of dimorphism, microconchs are recognisable as such even when the corresponding macroconchs are unknown. The search for these is still open : in the families considered we have difficulty in identifying microconchs with certainty for we lack prominent signs of maturity.

Le problème du dimorphisme chez les ammonites jurassiques a maintenant une longue histoire depuis les premières observations de E. Munier-Chalmas (1892) et de P. Glangeaud (1897). Après le renouveau marqué par les travaux de H. Makowski (1962, 1962a) et de J.H. Callomon (1963), de nouveaux arguments appuyés sur des exemples nombreux et plus rigoureux ont été réunis en faveur du dimorphisme.

Cependant, les travaux récents (J.H. Callomon, 1969 ; D.F.B. Palframan, 1969 ; G.E.G. Westermann, 1969 ; A. Zeiss, 1969) traitent essentiellement de la taxinomie, de la classification et de la nomenclature des dimorphes. Ces questions ont normalement leur solution dans la simple application des règles de la Nomenclature zoologique (art. 17, 23) sous réserve que 1) soit établi le caractère sexuel de ce dimorphisme et que 2) soient reconnus, dans chaque cas, les deux sexes (les dimorphes) d'une même espèce.

Or, les autres problèmes liés au dimorphisme ne sont pas tous résolus et certains d'entre eux font l'objet de ces quelques réflexions qui prennent pour thème central les structures connues sous le nom

d'oreillettes latérales ou apophyses jugales qui ornent le péristome de certaines ammonites. Ces réflexions ont largement bénéficié des fructueuses discussions en Septembre 1974, à Varsovie, avec W. Brochwicz-Lewinski qui m'avait soumis le manuscrit d'une note destinée au Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences (1). Elles reprennent également, en les amplifiant, des problèmes déjà abordés antérieurement (R. Enay, 1966).

1. LES OREILLETTES LATERALES COMME CARACTERES DES SEULS MICROCONQUES

Divers critères (ou caractères) concourent à la mise en évidence du dimorphisme et la reconnaissance des dimorphes (J.H. Callomon, 1963, p. 25-28) : différence de taille des adultes, structures péristomiennes, modifications de l'enroulement et de la section du tour au niveau de la loge d'habitation, changements dans l'ornementation et son évolution du jeune à l'adulte, structure et densité des cloisons.

Les structures péristomiennes ont joué et continuent à jouer un rôle prédominant, lié à la signification qui leur est attribuée dans la reconnaissance de l'état adulte et sur laquelle je reviendrai plus loin (cf. p. 103). Il est bien connu que ces structures ne sont pas la règle chez les ammonites et qu'elles peuvent prendre des aspects très divers aussi bien chez les macroconques que chez les microconques. Les derniers ont le privilège de structures qui leurs sont propres : ainsi, les oreillettes latérales qui atteignent leur plus grand développement chez les *Perisphinctaceae* et les *Haploceratаceae* (2) ne sont connues que chez les seuls microconques. Leur présence suffit pour placer parmi les microconques la forme qui les porte.

Dès 1962, B. Ziegler montrait chez *Aulacostephanus* l'existence de séries évolutives conduisant à des formes sans oreillettes à partir de formes normalement pourvues d'oreillettes et doutait ainsi de la réalité du dimorphisme (3). W. Brochwicz-Lewinski (W. Brochwicz-Lewinski et Z. Rozak, 1975) a noté le même fait pour les Périsphinctidés oxfordiens, en particulier dans la série *Otosphinctes-Dichotomosphinctes*. La réduction de la longueur des oreillettes s'accompagne d'une simplification générale de la région péristomienne. Je puis apporter de nouveaux arguments à partir du matériel oxfordien du Jura français que je n'avais pas publié en 1966 ou recueilli depuis. Ainsi, *Perisphinctes*

---

(1) Note parue dans le vol. XXIII, n° 1 (1975) du Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences en collaboration avec Z. Rozak.

(2) Ces structures sont également très développées chez certains *Stephanocerataceae : Normannites, Kosmoceras* ...

(3) D'après J.H. Callomon (in litt.) cette interprétation basée essentiellement sur du matériel de collection n'est pas vérifiée par les données de terrain (cf. J.H. Callomon and alii, 1971, The stratigraphy and ammonites succession of the Oxford and Kimmeridge clays in the Warlingham borehole. *Bull. Geol. Surv. Great Britain*, London, n° 36, p. 147-176, pl. VI-XII).

(Dichotomosphinctes) buckmanni (pl. 1, fig. 2) montre une simple ondulation du bord buccal interprété alors comme un péristome juvénile incomplet. D'autre part, si *P. (D.) elisabethae* montre assez souvent une oreillette (cf. R.Enay, 1966, fig. 148, p. 488 et pl. 31, fig. 3, 4) toujours courte et peu creusée, jusqu'ici je ne connais aucun exemplaire de *P. (D.) wartae*, espèce très voisine de grande taille, avec ses oreillettes latérales. *Dichotomosphinctes* donne naissance à *Dichotomoceras* dont les différentes "espèces", au cours de la zone à Bifurcatus, montrent une diminution de la taille. L'existence d'oreillettes dans la série des *Dichotomoceras* reste incertaine mais elles réapparaissent sûrement avec *Microbiplices*, descendant direct de *Dichotomoceras*.

Ainsi, cette lignée illustrerait le développement cyclique des apophyses jugales qui serait lié aux changements de la taille adulte : à une augmentation de taille correspondrait une diminution puis une disparition des oreillettes ; quand la taille diminue à nouveau les oreillettes réapparaissent (W. Brochwicz-Lewinski et Z. Rozak, 1975). La disparition des oreillettes dans la série des *Aulacostephanus* conduisant à *A. autissiodirensis* décrite par B. Ziegler pourrait s'interpréter de la même manière (4).

Ce phénomène de la disparition des oreillettes n'est pas connu * (ou n'a pas encore été reconnu) en dehors des *Perisphinctaceae*, en particulier chez les *Haploceratаceae* chez qui les microconques à oreillettes sont nombreux (5). B. Ziegler (1963) a décrit chez *Glochiceras* une des premières séries évolutives illustrant des variations cycliques de la taille sans que les structures péristomiennes en paraissent affectées. Cependant, il est permis de se demander si pour le genre oxfordien *Trimarginites*, dimorphique jusque dans la zone à Bimammatum (cf. B. Ziegler, 1974, p. 31, fig. 19), l'absence du microconque (gr. de *T. stenorhynchus*) dans la zone à Planula où subsisterait seulement le macroconque (gr. de *T. arolicus-trimarginatus*) n'est pas un nouvel exemple de la disparition des oreillettes chez le microconque entraînant la confusion microconque-macroconque.

L'existence de microconques sans oreillettes au sein des *Haploceratаceae*, même si elle doit rester une exception, est acquise maintenant pour le genre tithonique *Semiformiceras* qui admet comme dimorphe les représentants méditerranéens de *Neochetoceras* (M) ; celui-ci aurait ainsi deux genres (ou sous-genres) microconques : *Neochetoceras* (m) et *Semiformiceras* (m). Aussi l'attribution à l'un ou l'autre sous-genre de l'espèce *darwini* (R. Enay et J. Geyssant, 1975, p. 48) n'a pas une grande importance ici. *N. darwini*, *S. semiforme* et *S. fallauxi* qui se succèdent dans cet ordre (plus de 150 ex. dont de nombreux adultes complets ont été collectés en place) n'ont jamais d'oreillettes mais tous les autres caractères sont ceux de microconques. On remarquera la diminution importante de la taille (dans le rapport de 3 ou 4 à 1) sans réapparition des oreillettes qui auraient pu avoir disparu au cours d'une phase plus ancienne méconnue de l'évolution.

---

(4) Cette interprétation n'est plus nécessaire à partir du moment où les récoltes *in situ* infirment celle proposée par B. Ziegler.

(5) Sont envisagés seulement les changements au sein d'une famille, voire d'un même genre ; la disparition des oreillettes d'une famille à une autre (par exemple des *Otoitidae* aux *Sphaeroceratidae*) ne sont pas prises en considération ici.

Il est donc impossible de généraliser le phénomène mis en évidence par W. Brochwicz-Lewinski et les modalités propres à chaque groupe doivent être fondées sur l'observation de séries évolutives en place.

Pour cette raison un autre aspect du problème évoqué par W. Brochwicz-Lewinski, l'apparition d'oreillettes chez les macroconques avec la diminution de la taille ne peut être que théorique au moins actuellement. Rien n'interdit d'envisager la présence d'oreillettes à la fois chez les microconques et les macroconques, au moins à l'origine d'une série phylétique (ce qui ne s'oppose pas à un dimorphisme pour les autres caractères). Par la suite apparaîtrait un dimorphisme du péristome lié à la perte des apophyses chez le seul macroconque en liaison avec l'augmentation de la taille relativement plus rapide (ou plus tôt significative) chez les macroconques. On peut ainsi envisager, toujours théoriquement, un cycle complet de formes suivant le schéma suivant :

- stade indifférencié sur le plan des structures péristomiennes : microconque et macroconque avec oreillettes ;

- différenciation par perte des oreillettes chez le seul macroconque correspondant à la situation "normale" ;

- stade indifférencié par perte des oreillettes chez le microconque : microconque et macroconque sans oreillettes.

Sa réalisation serait liée à une augmentation constante de la taille entraînant la perte des oreillettes chez les deux dimorphes mais avec un déphasage dans le temps. Le retour au stade 1 pourrait accompagner une nouvelle diminution de la taille.

Mais laissons ce cas (très) théorique des macroconques pour revenir aux microconques. La disparition des oreillettes observée dans plusieurs séries microconques autorise-t-elle à affirmer que des microconques donnent naissance à des macroconques, comme l'a affirmé B. Ziegler, pensant ainsi ruiner l'hypothèse du dimorphisme ?

2. Ce qui sépare microconques et macroconques

A la suite de B. Ziegler, W. Brochwicz-Lewinski (W. Brochwicz-Lewinski et Z. Rozak, 1975) a pensé également que des microconques pouvaient donner des macroconques (et réciproquement) ; il conclut même à la nécessité de réévaluer les critères pour l'identification des dimorphes. C'est peut-être aussi ce qu'envisagent J.C.W. Cope et R.T. Smith (in J.H. Callomon, 1969, p. 121) : "il n'est pas inconcevable que le macroconque fut le mâle dans certains genres et la femelle dans d'autres" ; mais ici, à la distiction micro-/macroconque est ajoutée l'interprétation sexuelle du dimorphisme.

Je crois que le problème est mal posé : la disparition des apophyses dans une série microconque ne conduit pas à des macroconques ; cela revient à baser le dimorphisme sur la seule présence des oreillettes ; l'évolution décrite par B. Ziegler, puis par W. Brochwicz-Lewinski entraîne seulement la coexistence de formes micro- et macroconques non différenciées par leur péristome. Que cela complique notre tâche est évident et de telles situations ne sont sans doute pas

étrangères aux difficultés rencontrées pour établir ou non l'existence d'un dimorphisme chez *Ringsteadia*, le groupe *Euaspidoceras/Aspidoceras* ou même *Simoceras*... Cette situation n'est pas nouvelle ; c'est celle, normale, de familles entières, les *Cardioceratidae*, les *Macrocephalitidae*, sans doute les *Amaltheidae* et les *Dactylioceratidae*, etc. pour lesquelles le dimorphisme doit être établi sur d'autres critères que ceux du péristome.

Il n'est sans doute pas inutile de rappeler que microconque et macroconque, proposés avec le succès que l'on connaît pas J.H. Callomon (1955), font référence entre autres caractères à la différence de taille entre les deux dimorphes d'un couple. Ce critère est même considéré comme le plus évident (J.H. Callomon, 1963, p. 28). La distinction micro-/macroconque est ainsi une conséquence de l'importance donnée à la taille dans la délimitation des espèces. Ce caractère n'est probablement pas plus "fixé" que les autres et n'a qu'une valeur relative. D.F.B. Palframan (in J.H. Callomon, 1969, p. 123) a pu ainsi envisager la possibilité de couples monomorphiques sans différence de taille (avec possibilité de péristomes différents). C'est cependant sur ce critère essentiellement que repose l'interprétation biologique du dimorphisme attribuant au mâle la forme microconque, à la femelle la forme macroconque. L'hypothèse, déjà citée, de J.C.W. Cope et R.T. Smith (in J.H. Callomon, 1969, p. 121), d'une "inversion des sexes" d'un genre à l'autre semble bien se référer également à ce critère de taille plus qu'à tous les autres.

Dans les cas où coexiste une différenciation du péristome ce caractère aide grandement à la séparation des dimorphes, mais en l'absence (ou après disparition) des oreillettes chez le microconque la différence de taille entre adultes prend un relief nouveau. Ainsi, dans le cas des *Aulacostephanus* étudiés par B. Ziegler, il serait nécessaire de vérifier parmi les populations de *A. autissiodorensis* si la taille n'autorise pas la séparation de deux lots assimilables, l'un au macroconque normal, l'autre au microconque dérivé de *A. volgensis* par perte des oreillettes (6). Bien sûr, il faudra résoudre un autre problème : quels sont les *Aulacostephanus* macroconques des microconques *A. eudoxus, pusillus* ... qui précèdent *A. volgensis* ? De même pour les *Trimarginites* de la zone à Planula déjà cités également. Autre problème du même ordre : dans les populations d'*Amaltheidae* rapportées à différentes espèces (*A. stokesi, margaritatus* ...) par K.W. Howarth (1959), la variabilité de la taille présente des valeurs extrêmes qui sont dans le rapport de 1 à 3 et pourraient résulter de la coexistence de formes micro- et macroconques, d'autant que l'auteur donne peu d'informations sur le développement complet ou non des individus étudiés.

L'utilisation de la taille ou de la différence de taille oblige à connaître la taille moyenne et la variabilité autour de la moyenne de chaque forme au travers d'un lot suffisant d'individus complets récoltés, si possible, dans un même niveau d'une même localité. Dans ce domaine, parmi les *Perisphinctidae* étudiés par l'Auteur, les ex-

(6) J.H. Callomon (in litt.) m'a confirmé la coexistence, dans la coupe de Brandy Bay (Ouest de Kimmeridge Bay, Dorset), d'*A. autissiodorensis* et de son microconque muni de l'oreillette latérale normale, avec le rapport de taille habituel (3/1) pour les deux dimorphes.

trêmes coexistent : espèces à variabilité faible pour lesquelles le caractère de la taille adulte est un bon caractère spécifique ; espèces à très large variabilité de la taille adulte (souvent combinée à un très large intervalle de variation des autres caractères). Au premier type se rapportent les Périsphinctidés de la zone à Parandieri (Oxfordien moyen) aussi bien microconques (*Otosphinctes*, *Dichotomosphinctes)* que macroconques (*Arisphinctes*, *Kranaosphinctes* et *Perisphinctes* du gr. *martelli/parandieri*) ; le 2ème type est réalisé avec les microconques de la zone à Bifurcatus (Oxfordien moyen élevé) du sous-genre *Dichotomoceras* chez qui la distinction de plusieurs "espèces" (D. Duong, 1974) recouvre un véritable polymorphisme à la fois dans l'espace (à chaque niveau) et dans le temps. Mais la différence de taille entre micro- et macroconques (*Perisphinctes* str. s. du gr. *variocostatus*) reste nette et les dimorphes sont bien séparés par les caractères de l'ornementation ou la taille malgré la disparition des oreillettes chez les microconques. La confusion n'est possible que pour les individus immatures, en particulier les formes macroconques, normalement de grande taille relativement et variocostées, mortes avant d'avoir réalisé la taille et l'ornementation adultes.

Autre élément du dimorphisme, les modifications de l'enroulement de la loge d'habitation sont surtout un caractère marquant l'état adulte pour les micro- comme pour les macroconques. Les types extrêmes d'enroulement dits elliptiques (= scaphitoïde, oecotraustique, géniculé...) sont surtout connus chez les premiers. Ainsi, parmi les *Oppelidae*, ce caractère permet d'affirmer que *Semiformiceras*, malgré l'absence d'oreillettes, assez exceptionnelle dans cette famille, est un microconque. Cependant, parmi les *Sphaeroceratidae* ou les *Tulitidae*, l'enroulement elliptique est bien réalisé aussi chez les macroconques (*Bullatimorphites*, *Kheraiceras* ...). Aussi, chez les *Perisphinctidae*, à déroulement simple, souvent à peine apparent, si des formes elliptiques, comme *Sutneria*, également pourvues d'oreillettes, sont sûrement des microconques, la question reste ouverte pour *Neomorphoceras*, à moins que les deux seules espèces connues forment un seul couple dimorphe, à péristome simple et enroulement elliptique chez l'un et chez l'autre. De même, parmi les *Pachyceratidae*, *Tornquistes*, dont quelques formes rappellent *Bullatimorphites* par l'enroulement elliptique, est-il un genre micro- ou macroconque ?

En résumé, en l'absence des oreillettes qui, jusqu'à preuve du contraire, paraissent bien limitées aux seuls microconques, les autres caractères, utilisés seuls, ne suffisent pas à séparer sûrement micro- et macroconques. Il ne paraît pas inutile de répéter (J.H. Callomon, 1963, p. 28 ; R. Enay, 1966, p. 579) que seule l'association de plusieurs caractères, sinon de tous, est nécessaire pour mettre en évidence un dimorphisme et reconnaître les dimorphes. Il reste encore de nombreux exemples pour lesquels la question reste posée ; mais dans beaucoup d'autres, une forme peut être reconnue comme microconque ou comme macroconque par ses seuls caractères, en l'absence de l'autre dimorphe. Il s'agit alors de cas extrêmes de dimorphisme sur lesquels je reviendrai dans la 4ème partie de ces réflexions.

De toutes façons, dans tous les cas, la décision implique de ne comparer que des formes adultes arrivées en fin de croissance suivant la méthode inaugurée, au moins pour les Périsphinctidés et de fa-

çon systématique, par W.J. Arkell. Ainsi, apparaît un autre problème, toujours à propos des microconques parce que classiquement, malgré les réserves ou opinions différentes présentées par quelques auteurs, on continue à admettre que la présence d'un péristome avec oreillettes suffit à établir l'âge adulte d'un microconque.

3. Les oreillettes latérales sont-elles un caractère adulte ?

Cette question a reçu une réponse positive d'à peu près tous les auteurs (H. Makowski, 1962, 1962a ; J.H. Callomon, 1963 ; W. Brochwicz-Lewinski et Z. Rozak, 1975). Quelques réserves ou même des opinions différentes ont été exprimées par l'Auteur (R.Enay, 1966), suivi par C. Mangold (1970) mais ne semblent pas avoir retenu l'attention.

Ce problème concerne uniquement les microconques sauf à démontrer l'existence de macroconques avec oreillettes latérales supposées par W. Brochwicz-Lewinski. En fait, la question n'a jamais été posée en termes aussi nets pour les grandes formes et les auteurs admettent, au moins implicitement, l'existence de péristomes juvéniles simples comme le péristome adulte. Les péristomes juvéniles des microconques seraient également de type simple ; ainsi, micro- et macroconques, pour les individus immatures, peuvent être très proches et difficiles à séparer.

Les citations de telles ammonites immatures sont peu nombreuses (bien que certaines aient été figurées sans que soit reconnu leur état juvénile). Cependant, au moins dans certains groupes et au-delà d'une certaine taille, il est assez facile de reconnaître les macroconques immatures. Je rappellerai ici l'holotype de *Perisphinctes (Perisphinctes) martelli* (cf. d'Orbigny, 1849, pl. 191 - refiguré après nouvelle préparation des tours internes par R. Enay, 1966, pl. 10, fig. 2a, b). Je figure ici un exemplaire (D = 270 mm) au même stade de développement de *Perisphinctes (P.) chloroolithicus* (pl. 1, fig. 1) ; un autre individu de la même espèce, de 290 mm de diamètre, moins bien conservé, est dans la collection de P. Dominjon. Tous ces échantillons sont complets, avec le péristome et la loge d'habitation, mais celle-ci porte seulement une partie des grosses côtes (pour un diamètre de 390 à 420 mm) et le caractère immature ne fait aucun doute.

Dans ce même groupe et aussi dans le sous-genre *Arisphinctes*, j'ai pu mettre en évidence des individus immatures de taille plus petite encore (100/120 mm), avant même qu'apparaisse l'ornementation adulte de grosses côtes. En dehors de la différence de structure et de complexité de la ligne cloisonnaire, d'utilisation délicate (surtout si la comparaison des tours internes éventuels micro- ou macroconques est faite aux mêmes diamètres !), il m'est apparu, surtout chez *Arisphinctes* (M) et *Dichotomosphinctes* (m) une différence dans l'espacement des cloisons toujours plus serrées chez le microconque. J'ai fait la même observation sur des tours internes pyriteux d'*Hybonoticeras* du Tithonique d'Algérie. Ainsi, le nombre total de cloisons réalisées au stade adulte serait à peu près le même pour les micro- et les macroconques malgré la différence de taille. Cette observation, si elle se confir-

mait, rejoint celle de Makowski (1962, 1962a) sur le nombre de tours des individus complets assez peu différents chez les micro- et les macroconques.

Une dernière observation concernant ces formes immatures de Périsphinctidés macroconques a trait à la longueur inhabituelle de la loge d'habitation qui atteint un tour entier, parfois plus, alors qu'elle occupe seulement un demi à trois quarts de tour chez les formes adultes les plus complètes (cf. R. Enay, 1966, p. 580). Cette observation n'est pas sans intérêt pour la biologie des ammonites. La longueur inhabituelle de la loge d'habitation chez ces macroconques immatures me paraît traduire, à chaque étape de la croissance (marquée par les constrictions successives), le décalage entre l'allongement nécessaire de la coquille pour la réalisation de la nouvelle loge d'habitation et la mise en place dans l'ancienne loge d'habitation des nouvelles cloisons correspondant à l'accroissement de la partie cloisonnée. A chaque crise de croissance, l'animal doit détacher le manteau et les insertions musculaires qui le rendent solidaire de la coquille et c'est sans doute un moment critique dans la vie de l'ammonite et un facteur de mortalité (au moins indirectement en accroissant la vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs éventuels). On peut même s'étonner du nombre peu élevé d'individus immatures connu ou signalé par les auteurs. Une proportion plus grande serait mieux en accord avec les taux de mortalité juvénile et les courbes de mortalité des espèces actuelles étudiées par les biologistes. Il est plus remarquable encore que les jeunes soient pratiquement inconnus (ou méconnus) chez les microconques ! B. Ziegler (1974, p. 14, fig. 8) vient d'en donner un exemple avec le couple dimorphe (à mon sens) *Creniceras dentatum* (m) - *Streblites tenuilobatus* (M), chez qui le nombre de jeunes est nettement plus grand pour le macroconque.

Pourquoi cette différence ? Une réponse à cette question ne serait-elle pas dans la confusion des stades adultes et juvéniles des microconques ? Allant plus avant dans cette voie la question est posée de savoir si les oreillettes sont vraiment un caractère adulte ? J'ai déjà exprimé quelques doutes à ce sujet à propos des Périsphinctidés oxfordiens ; et ce problème a été repris par C. Mangold pour des Périsphinctidés bathoniens. Les arguments réunis et présentés à nouveau ici sont de deux sortes :

1. D'une part, les "accidents de croissance" de certains individus montrent la possibilité d'un nouvel accroissement de la coquille après que des structures péristomiennes aient été réalisées antérieurement. Outre "*Berriasella*" *moravica* du Tithonique (R. Enay, 1966, pl. 31, fig. 1) et *Homoeoplanulites mangoldi* du Bathonien, déjà décrit par C. Mangold (1970, p. 15) et refiguré ici (pl. 2, fig. 3a, b), j'ai rencontré le même phénomène chez plusieurs *Otosphinctes* oxfordiens et *Ataxioceras* sp. du Kimméridgien (pl. 2, fig. 2a, b). Pour toutes ces formes la "reprise de croissance" est limitée à la partie terminale de la loge d'habitation qui précède immédiatement le péristome actuel. Aussi, l'exemple fourni par *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) elisabethae* (pl. 2, fig. 1a, b) déjà figuré en 1966 (R. Enay, pl. 31, fig. 2) est-il plus intéressant ; les structures péristomiennes anciennes précèdent la fin de la coquille de plus d'un quart de tour et sont liées à une reprise normale de la croissance : en effet, la partie ba-

sale d'une oreillette apparaît nettement en arrière d'une constriction, sa pointe disparaissant vers l'avant sous la partie de la coquille réalisée postérieurement.

On pourra objecter que ces exemples sont toujours basés sur des individus "anormaux" ou pathologiques et, en conséquence, douter de l'interprétation et de la signification de ces structures. Cependant, les exemples anciens et actuels ne manquent pas qui montrent l'importance de la pathologie pour la connaissance des mécanismes normaux de la croissance. Pour le problème qui nous occupe, ces structures, même si elles sont limitées à la partie terminale de la coquille précédant le péristome définitif, démontrent la possibilité de construire des péristomes successifs sans nécessité de recourir à l'hypothèse de la résorption imaginée par l'abbé Boone (1926) souvent présentée comme objection ou comme un obstacle à l'existence de péristomes juvéniles.

2. D'autre part, j'ai cité et illustré (R. Enay, 1966, p. 335, p. 445, fig. 123, p. 432) des séries de formes du sous-genre *Otosphinctes*, provenant du même niveau, très voisines, mais différentes par la taille et toutes munies des oreillettes terminales. C. Mangold (1970) a observé le même fait avec des *Homoeoplanulites* bathoniens. Doit-on alors faire autant d'espèces que de formes ayant des tailles différentes ? Ou bien, en l'absence de classes de taille bien tranchées admettre une seule espèce dont la taille adulte serait très variable ? On aurait des "size ratios" du même ordre que ceux admis par M.K. Howarth pour certaines formes d'Amalthéidés. Enfin, dernière hypothèse, ces formes ne sont-elles pas tout simplement les stades de croissance d'une même espèce (ce qui n'interdit pas une certaine variabilité de la taille pour chaque stade et pour l'adulte) ?

Parmi les formes étudiées, pour deux stades qui seraient successifs, il y a correspondance entre le diamètre final (avec péristome) de l'un et la dernière constriction de celui qui fait immédiatement suite, l'ensemble formant une série continue dans laquelle chaque constriction marque la position d'un ancien péristome (pl. 3, fig. 1 et 2). Un argument supplémentaire est lié à l'existence, au cours du développement, d'un changement entre l'ornementation juvénile avec noeuds paraboliques et celle de la loge couverte de côtes simples et bifurquées. Alors que le diamètre où se produit le changement d'ornementation est à peu près constant, la longueur de la partie adulte est différente pour des individus porteurs d'oreillettes.

Cette interprétation n'implique pas nécessairement la résorption des péristomes juvéniles. Il y a, plus simplement, intégration de la région péristomienne avec les oreillettes à la nouvelle portion de coquille construite à partir d'une position de croissance marquée par une constriction. La partie nouvelle s'appuie extérieurement sur l'ancien péristome qui est ainsi recouvert plus ou moins parfaitement jusqu'au niveau de la constriction qui limite celui-ci vers l'arrière. La force des constrictions, très variable suivant les genres de Périsphinctidés, ainsi que les changements brusques du diamètre des tours, par exemple chez *Otosphinctes* et *Kranaosphinctes*, sont ainsi liés aux différenciations péristomiennes successives.

Ceci suppose, sinon au cours de toute l'existence de l'animal, du moins lors des phases de croissance, un débordement du manteau sur la partie terminale de la coquille de façon à "ancrer" les premières couches coquillières sur celle-ci. L'objection des structures péristomiennes complexes ou très différenciées connues chez certaines espèces est facile à lever : l'existence de péristomes juvéniles n'implique pas que ceux-ci atteignent le maximum de complication connu chez l'espèce, seul le péristome adulte réalisant ces structures définitives. Ainsi chez quelques genres, par exemple *Glochiceras* (B. Ziegler, 1958) on a pu montrer une variation très large de la morphologie des oreillettes qui pourrait correspondre en partie au moins à des stades de croissance différents.

Ces réflexions concernent essentiellement les Périsphinctidés et il ne peut être question de généraliser sans faits nouveaux comme on l'a fait pour l'axiome "oreillettes latérales, péristome adulte". Des modalités de croissance et d'acquisition des structures péristomiennes différentes suivant les groupes ne sont pas impensables. Il convient de porter attention à ces problèmes sans à priori sur leur conclusion. De même, ces réflexions ne conduisent pas à diminuer la valeur des oreillettes latérales comme critère de l'état adulte chez les microconques ; comme pour les autres critères, celui-ci ne peut être utilisé seul et la certitude d'avoir un adulte n'est acquise que lorsque tous sont réunis.

4. A la recherche de dimorphes inconnus

L'existence d'un dimorphisme est établie maintenant pour la plupart des groupes d'*Ammonitina* jurassiques. H. Makowski (1962, 1962a) et J.H. Callomon (1963) en ont fait l'inventaire complété par les travaux plus récents. Il peut être étendu aux *Phylloceratina* chez qui le seul exemple cité par J.H. Callomon (1963, p. 46) à partir des travaux de Loczy (1915, p. 276, 284) restait incertain. J.H. Callomon (in litt.) affirme cependant que *Tragophylloceras ibex* du Lias moyen est "clairement dimorphique" par la taille (7). A la même époque W. Ryf (1962) ajoute une nouvelle espèce au genre himalayo-indonésien *Haplophylloceras* connu par une seule espèce, *H. strigile* ; sans faire référence au dimorphisme il reconnaît ainsi le caractère dimorphique du genre *Haplophylloceras* : les dimorphes *H. strigile* (m) - *H. pingue* (M) sont différents par la taille, la forme de la section chez l'adulte et l'évolution de l'ornementation. L'abondant matériel collecté par l'Auteur dans le Tithonique met également en évidence un dimorphisme de taille parmi les formes groupées sous le nom de *Ptychophylloceras ptychoicum*.

---

(7) Cité in Howarth & Donovan, 1964, Ammonites of the Liassic family *Juraphyllitidae* in Britain. *Palaeontology*, London, vol. 7, p. 286-305, pl. 49-50. J.H. Callomon (in litt.) considère également comme dimorphes : *Phylloceras (Calliphylloceras) demidoffi* (M), *Ph. (Holcophylloceras) mediterraneum* (m) et parmi les *Lytoceratina* : *Lytoceras jurense* (M), *L. torulosum* (m).

Parmi les *Ammonitina* les caractères distinctifs des dimorphes sont plus ou moins marqués suivant les groupes : chez les *Perisphinctidae* les dimorphes sont placés dans des sous-genres ou des genres différents ; mais chez les *Oppeliidae* on a utilisé jusqu'à des sous-familles différentes. A l'extrême, lorsque les caractères dimorphiques s'expriment à fond, les dimorphes peuvent devenir très différents. En conséquence :

- les dimorphes, en particulier les microconques, sont reconnaissables comme tels en l'absence de l'autre dimorphe. Des sous-genres et même des familles (comme des *Oecoptychiidae*) sont basés sur des caractères essentiellement dimorphiques.

- l'autre dimorphe, très souvent le macroconque, n'est pas identifiable directement et il reste encore de nombreux exemples de dimorphisme évident pour lesquels les couples dimorphes ne sont pas connus (cf. J.H. Callomon, 1969).

Pour le Jurassique supérieur on peut citer les microconques *Protophites, Mirosphinctes, Epipeltoceras, Sutneria, Simocosmoceras...* *Semiformiceras* et *Cyrtosiceras* dans le même cas encore récemment ont leurs correspondants macroconques parmi les derniers Oppéliidés tithoniques, *Neochetoceras* et *Substreblites* respectivement (R. Enay & J. Geyssant, 1975).

Mirosphinctes-Epipeltoceras. Je maintiens, à partir d'un abondant matériel collecté en place (voir plus loin à propos de "*Sutneria ledonica*), la filiation *Mirosphinctes-Epipeltoceras* proposée en 1963 et confirmée en 1966, rejetée sans preuves par O.F. Geyer (1969). Genres sûrement et uniquement microconques, leurs équivalents macroconques n'apparaissent pas de façon évidente. Quelques faits peuvent être réunis pour un dimorphisme avec *Euaspidoceras* l.s. (= *Clambites* Spath in Miller, 1968) : les tours internes de nombreux *Euaspidoceras* oxfordiens sont peu différents et souvent difficiles à séparer de *Mirosphinctes* ; A. Miller (1968, p. 125, pl. 3, fig. 5 et pl. 7, fig. 7) place même *Mirosphinctes* en sous-genre de *Clambites* l.s. (= *Euaspidoceras*, pars) sans prendre parti sur le problème du dimorphisme ; l'extinction d'*Epipeltoceras* dans la partie moyenne de l'Oxfordien supérieur coïncide avec la disparition d'*Euaspidoceras*, remplacé dans la zone à Planula, et surtout à partir du Kimméridgien, par les *Aspidoceras* à tours globuleux ou arrondis.

Parmi les *Euaspidoceras* de l'Oxfordien inférieur et moyen d'Angleterre et de Normandie où *Mirosphinctes* est également très rare (*Euaspidoceras* n'y est pas connu dans l'Oxfordien supérieur), J.H. Callomon (1963) a souligné la difficulté à identifier des microconques. Dans la zone à Bimammatum des régions mésogéennes où *Epipeltoceras* est fréquent il est toujours associé à de nombreux *Euaspidoceras*. Les quelques caractères indiquant l'état adulte (approximation de l'ornementation, rétrécissement de la section du tour sur la fin de la loge) séparent des formes de petite taille, proches de *E. hypselum* et *costatum* et des formes difficiles à séparer pour les tours internes mais de taille plus grande (pl. 3, fig. 3a, b et 4a, b).

Sutneria. Ce genre offre un exemple identique. "*Sutneria*" *ledonica* dont le type est dans la collection Girardot (D.S.T. Lyon) n'est

pas le premier représentant du genre contrairement à l'opinion de O.F. Geyer (1969) qui n'a jamais examiné l'original. J'ai déjà établi (R. Enay, 1966, p. 575) que ce matériel, très mauvais, n'a rien à voir avec *Sutneria* ; le paratype, seul déterminable spécifiquement, est un nucléus de *Mirosphinctes frickensis*, espèce abondante dans les Couches du Geissberg (Zone à Bifurcatus) du Jura. *Sutneria* apparaît dans la zone à Planula avec *S. praecursor*, en même temps que les *Aspidoceras* à tours globuleux arrondis parmi lesquels il faut peut-être rechercher les macroconques correspondants. On notera que la seule espèce de *Sutneria* à sillon ventral, *S. subeumela*, qui a pu justifier un genre (ou sous-genre) nouveau, *Enosphinctes*, a pour pendant, au même niveau, la seule espèce d'*Aspidoceras* à sillon ventral, *A. hermanni*. Par ailleurs, nous rencontrons les mêmes problèmes que pour l'exemple précédent : difficultés à définir l'état adulte et existence de formes différentes par la taille, par exemple dans le groupe *circumcostatum/altenense* de la zone à Platynota.

Dans ces deux exemples, si nous admettons que les couples dimorphes (plus ou moins nettement marqués) sont réalisés au sein d'*Euaspidoceras* ou d'*Aspidoceras* l.s., le problème reste entier pour les microconques *Mirosphinctes-Epipeltoceras* et *Sutneria* ; à moins que les *Aspidoceratidae* de la classification actuelle renferment côte à côte les macroconques de ces genres et des couples dimorphes réalisés au sein d'*Euaspidoceras/Aspidoceras*. De toute façon, la solution ou une approche objective de ces problèmes passent par une révision de ces deux groupes (ou sous-familles) à partir d'individus complets et collectés *in situ*.

Protophites. Ce genre oxfordien est réuni à *Oecoptychius* du Callovien (et avec qui il n'a peut-être aucun lien) dans la famille artificielle des *Oecoptychiidae*. F.L. Spath (1919) était sans doute dans le vrai en plaçant *Protophites* parmi les *Pachyceratidae*. *Protophites* et *Pachyceras (Tornquistes)* sont associés dans les niveaux oxfordiens (Zone à Plicatilis) du Jura (R. Enay, 1966, p. 250) et dans les Terres Noires de la région de Buis-les-Baronnies (J.P. Bourseau, travail en cours). Faut-il voir les éléments d'un couple dimorphe ? L'enroulement scaphitoïde du sous-genre *Tornquistes* n'interdit pas d'en faire un macroconque à l'image de ce qui est connu chez *Bullatimorphites*. D'autre part, dans l'Oxfordien inférieur, P. de Loriol (1900, pl. IV, fig. 18) a figuré comme *"Macrocephalites" greppini* un représentant plus ancien de ce groupe (il assure le lien avec les formes du Callovien supérieur) que j'ai retrouvé dans la coupe d'Arc-sous-Montenot (= *Goliath. (Pachyc.)* sp. in R. Enay, 1966, p. 162, niv. 9) associé à la forme microconque décrite et figurée par P. de Loriol (1900, pl.V, fig.19) sous le nom erroné de *Sphaeroceras chapuisi* Opp. La présence chez ces deux forme de côtes et de noeuds paraboliques est remarquable mais n'a pas nécessairement une signification pour le dimorphisme (8).

---

(8) Dans sa communication sur le dimorphisme chez les *Pachyceratidae* présentée à ce colloque, J. Thiery a mis en évidence une différence de taille parmi le matériel étudié et les formes envisagées ici comme macroconques seraient des microconques. Nous retrouvons ainsi le même problème que pour les deux exemples précédents.

Conclusion

Ces réflexions conduisent à poser plus de problèmes qu'elles n'apportent de réponses, en particulier sur la signification à accorder aux oreillettes latérales dans le dimorphisme. Si quelques faits nouveaux sont apportés sur la réduction des oreillettes avec l'accroissement de taille des microconques ou l'existence de péristomes juvéniles, l'interprétation des cas extrêmes de dimorphisme reste hypothétique. La solution ou l'approche la plus fructueuse de ces problèmes seront fournies par la stratigraphie et l'étude paléontologique à partir d'un matériel collecté en place et bien repéré. L'aspect taxinomique du dimorphisme (non traité ici) ne me paraît pas l'élément essentiel.

Références bibliographiques

BOONE A., 1916 - Note sur la résorption chez les Ammonites et explication de divers accidents de leurs coquilles, *Bull. Soc. Géol. Minér. Bretagne*, Rennes, *6* (1) p. 46-62, pl.I-VIII.

BROCHWICZ-LEWINSKI W. et ROZAK Z., 1975 - Peristomal Modifications of Upper Jurassic Perisphinctids (*Ammonoidea*). *Bull. Acad. polon. Sc.*, Cracovie, Sér. Sciences Terre, *28* (1), p. 53-58, 1 text. fig.

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Trans. Leicester Lit. Phil. Soc.*, *57*, p.21-56, 9 text.fig., 1 tabl., pl. I.

CALLOMON J.H., 1969 - Dimorphism in Jurassic Ammonites. In Westermann G.E.G. : Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. I.U.G.S., ser. A, *1*. *E. Schweizerbart'sche Verlags.*, Stuttgart, p. 112-125.

DUONG D.M., 1974 - L'Oxfordien moyen et supérieur à faciès grumeleux de la cluse de Chabrières (Basses-Alpes) : milieu de sédimentation, biostratigraphie, paléontologie. Thèse 3ème cycle, Univ. Claude Bernard, Lyon, n° 384, inéd., 140 p., 4 text. fig., pl.A-E, pl. 1-14.

ELMI S. (1969) Note : Remarques sur la Nomenclature appliquée aux "Dimorphes" chez les Ammonites jurassiques. In Westermann G.E.G. : Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. I.U.G.S., ser. A, *1*. *E. Schweizerbart'sche Verlags.*, Stuttgart, p. 165-166.

ENAY R., 1962 - Contribution à l'étude paléontologique de l'Oxfordien supérieur de Trept (Isère). I - Stratigraphie et Ammonites. *Trav. Lab. Géol. Lyon*, N.S., *8*, p. 7-81, 3 text. fig., 1 tabl., pl. I-IV.

ENAY R., 1966 - L'Oxfordien dans la moitié sur du Jura français. Etude stratigraphique. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, N.S., fasc.8, 2 vol., 624 p., 178 text. fig., 40 pl.

ENAY R. et GEYSSANT J., 1975 - Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, *86*, p. 39-55, 4 text. fig.

GEYER O.F., 1969 - The ammonite genus *Sutneria* in the Upper Jurassic of Europe, *Lethaia*, Oslo, *2* (1), p. 63-72, 4 text. fig., 2 tabl.

GLANGEAUD P., 1897 - Sur la forme de l'ouverture de quelques ammonites, *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér.3, *25* (1), p. 99-107, pl. III.

GUEX J., 1970 - Sur le sexe des ammonites, *Bull. Lab. Géol. Minér. Géophys. Mus. géol. Univ. Lausanne*, *178*, p. 1-6.

HOWARTH M.K., 1959 - A monograph of the ammonites of the Liassic family *Amaltheidae* in Britain, *Palaeont. Soc.*, London, part II, p. 27-53.

LOCZY L. von, 1915 - Monographie der Villanyer Callovien-Ammoniten, *Geol. Hungarica*, Budapest, *1* (3-4), p. 255-507, pl. 13-26.

LORIOL P. de et GIRARDOT A., 1900 - Etude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou zone à *Ammonites renggeri* du Jura lédonien, *Mém. Soc. paléont. suisse*, Genève, *27*, p. 1-196, 19 text. fig., pl. I-IV.

MAKOWSKI H., 1962 - Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoïdés, *Ksiega Pamiatkowa Prof. J. Samsonowicza*, Warszawa, p. 31-55, pl. VIII-XI.

MAKOWSKI H., 1962a - Problem of sexual dimorphism in ammonites, *Palaeont. Polon.*, Warszawa, *12*, 92 p., 14 text. fig., text. pl. I-XII, pl. I-XX.

MANGOLD C., 1970 - Stratigraphie des étages Bathonien et Callovien du Jura méridional. Les *Perisphinctidae* (*Ammonitina*) du Jura méridional au Bathonien et au Callovien. *Thèse Univ. Cl. Bernard*, Lyon, n° 718 et *Docum. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, *41*, fasc. 1, 376 p., 119 text. fig. ; fasc. 2, 246 p., 160 text. fig., 16 pl.

MILLER A., 1968 - Die Subfamilie *Euaspidoceratinae* Spath (*Ammonoidea*) - Morphologie, Taxonomie, Stratigraphie, Phylogénie, *Dissertation*, Univ. Tübingen, 169 p., 13 text. fig., 10 pl.

MUNIER-CHALMAS M., 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés, *C.R. som. Soc. géol. France*, Paris, *14*, p. CLXX-CLXXIV.

MUNIER-CHALMAS M., 1897 - Observations. In Glangeaud P. : Sur la forme de l'ouverture de quelques ammonites. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 3, *25* (1), p. 107.

PALFRAMAN D.F.B., 1969 - Taxonomy of Sexual Dimorphism in Ammonites : Morphogeretic Evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt), *in* Westermann G.E.G. : Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. I.U.G.S., ser. A, *1*, *E. Schweizerbart'sche Verlags.*, Stuttgart, p. 126-154, 11 text. fig., pl. 6-8.

POMPECKJ J.F., 1894 - Ueber Ammonoideen mit "anormaler Wohnkammer". *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart, p. 220-290, 4 text. fig., pl. IV.

RYF W., 1962 - Über das Genus *Haplophylloceras (Ammonoidea)* in den Spiti-Shales von Nepal. *Eclogae geol. Helv.*, Basel, *55* (2) p. 317-325, 3 text. fig., 2 pl.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale - Essai de Paléontologie quantitative.*Publ. Univ. Dijon*, *29*, 500 p., 92 text. fig. + 1 atlas, pl. I-LVIII.

WESTERMANN G.E.G., 1969 - Proposal : Classification and nomenclature of dimorphs at the genus-group level. *In* Westermann G.E.G. : Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications, I.U.G.S., ser. A, *1*, *E. Schweizerbart'sche Verlags.*, Stuttgart, p. 234-238.

ZEISS A., 1969 - Dimorphismus bei Ammoniten des Unter-Tithon. Mit einigen allgemeinen Bemerkungen zum Dimorphismus-Problem. *In* Westermann G.E.G. : Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. I.U.G.S., ser. A, *1*, *E. Schweizerbart'sche Verlags.*, Stuttgart, p. 155-164.

ZIEGLER B., 1958 - Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* im Epikontinentalen Weissjura Mitteleuropas. *Palaeontographica*, Stuttgart, *110*, Abt. A, p. 93-164, 66 text. fig., pl. 10-16.

ZIEGLER B., 1962 - Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxonomie, Stratigraphie, Biologie), *Palaeontographica*, Stuttgart, *119*, Abt. A, p. 1-172, 85 text. fig., 5 tabl., pl. 1-22.

ZIEGLER B., 1963 - Leitfossilien und Faziesfossilien, *Vierteljahrsschrift. Naturf, Gesell. Zürich*, *108* (3), p. 217-242, 40 text. fig.

ZIEGLER B., 1974 - Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei "Oppelien" des oberen Jura *(Ammonoidea : Haplocerataceae)*. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Stuttgart, sér. B, *11*, 42 p., 17 text. fig., 2 pl.



Planche 1

Légende de la planche 1

Fig. 1 - Individu immature complet de *Perisphinctes (Perisphinctes) chloroolithicus* (Gümb.)/ Ark. La flèche marque le début de la loge d'habitation qui occupe un tour complet. Oxfordien moyen, Zone à Parandieri, Couches de Birmensdorf - Résinand, ONCIEU (Ain) - Coll. Enay, D.S.T. Univ. Lyon n° 220 655 (x 0,60).

Fig. 2 - *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) buckmani* Ark. Individu adulte complet avec un péristome simple sinueux sans oreillettes latérales. Oxfordien moyen, Zone à Plicatilis, Sous-zone à Antecedens, Couches de passage, (banc à Parallelodon) - Route de Cuvergnat, ARNANS (Ain) - Coll. Enay, D.S.T. Univ. Lyon n° 75 530 (x 1,00).

Dans toutes les planches la flèche indique le début de la loge d'habitation quand celui-ci a pu être observé.

Photographie par G. Patricot (D.S.T. Univ. Lyon) sauf pl.3, fig. 1 et 5 (Clichés M. Estéro, Lyon).



Planche 2

Légende de la planche 2

Fig. 1 a, b - *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) elisabethae* de Riaz. Loge d'un adulte incomplet montrant un péristome juvénile avec oreillette latérale dont l'extrémité est engagée sous la portion de coquille plus jeune. 1 a : vue latérale complète (x 1,00). 1 b : péristome juvénile (x 2,00). Oxfordien moyen, Zone à Parandieri, Couches de Birmensdorf - TREPT (Isère) - Coll. de Riaz, D.S.T. Univ. Lyon n° 75 279.

Fig. 2 a, b - *Ataxioceras (Parataxioceras)* sp.
Loge d'un individu portant l'empreinte d'un péristome non terminal. 2 a : vue latérale complète (x 1,00). 2 b : empreinte de l'oreillette latérale non terminale (x 2,00). Kimméridgien inférieur (Weisser Jura) - DEGENFELD, Bade-Württemberg (Allemagne Fédérale) - Coll. Sayn, Inst. Géol. Univ. Grenoble.

Fig. 3 a, b - *Homoeoplanulites (Homoeoplanulites) mangoldi* (Dominjon) Holotype - Adulte incomplet avec l'empreinte d'un péristome non terminal visible en avant de la dernière constriction. 3 a : vue latérale complète (x 1,00). 3 b : fin de la loge agrandie (x 2,00). Bathonien supérieur, Zone à Retrocostatum, Sous-zone à Blanazense, niveau fossilifère supérieur au Choin - C.D. 104, près Indrieux, ARGIS (Ain) - Coll. Dominjon, D.S.T. Univ. Lyon n° 80 248.



Planche 3

Légende de la planche 3

Fig. 1 a, b - *Perisphinctes (Otosphinctes) paturattensis* de Lor. 1 a : individu immature complet avec péristome. 1 b : adulte complet ; la croix marque l'emplacement de la constriction correspondant au péristome de la fig. 1 a. Oxfordien inférieur, Oberes Cordatus Schichten (Jeannet) - HERZNACH, Argovie (Suisse). Mus. H. N. Bâle, n° J. 15 351 et 15 350 (x 1,00).

Fig. 2 a, b, c, d - *Homoeoplanulites (Homoeoplanulites) couxi* (Dominjon). Série d'individus complets avec péristome porteur d'oreillettes latérales, tous disposés de la même façon ; l'avant dernière constriction occupe la place de la constriction pré-péristomienne du stade précédent. Bathonien supérieur, Zone à Retrocostatum, Sous-zone à Blanazense, niveau fossilifère supérieur au Choin. 2 a : Blanaz, Saint-Rambert-en-Bugey (Ain) ; Coll. Mangold, D.S.T. Univ. Lyon n° 18 329. 2 b : C.D. 104, près Indrieux, ARGIS (Ain) ; Coll. Mangold, D.S.T. Univ. Lyon n° 18 347 . 2 c : C.D. 104, près Indrieux, ARGIS (Ain), Coll. Dominjon, D.S.T. Univ. Lyon n° 80 247 . 2 d : C.D. 34, près du Moulin à papier, ONCIEU (Ain). Coll. Pelletier, D.S.T., Univ. Lyon n° 18 105 (x 1,00).

Fig. 3 a, b - *Euaspidoceras (Euaspidoceras)* sp. gr.*costatum* Adulte complet de grande taille, probablement macroconque. 3 a : vue latérale complète montrant le déroulement de la loge et l'approximation de l'ornementation. 3 b : vue ventrale partielle de la loge montrant le rétrécissement de la section du tour. Oxfordien supérieur, Zone à Bimammatum, Sous-zone à Hypselum, Calcaires lités - TREPT (Isère) - Coll. Gaillard, D.S.T. Univ. Lyon, n° 220 748 (x 0,95).

Fig. 4 a, b - *Euaspidoceras (Euaspidoceras) costatum* Dorn. Adulte complet (? microconque). 4 a : vue latérale complète. 4 b : vue ventrale du début de la loge. Oxfordien supérieur, Zone à Bimammatum, Sous-zone à Hypselum, Calcaires lités - TREPT (Isère) - Coll. Enay, D.S.T. Univ. Lyon n° 75 992 (x 1,00).

Fig. 5 - *Epipeltoceras semiarmatum* (Quenstedt) Autre microconque possible d'*Euaspidoceras*. Adulte complet. Oxfordien supérieur, Zone à Bimammatum, Sous-zone à Hypselum, Calcaires lités - TREPT (Isère) - Coll. Enay, D.S.T. Univ. Lyon n° 75 815.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 119-140

QUELQUES PRECISIONS SUR LE POLYMORPHISME DANS LA FAMILLE DES CARDIOCERATIDAE DOUVILLE (AMMONOIDEA)

par Didier Marchand*

RESUME

Il existe dans le genre *Quenstedtoceras* Hyatt, comme dans de très nombreux genres d'Ammonites, un dimorphisme certainement sexuel entre les formes microconques et macroconques. Les études statistiques entreprises ont montré qu'il existait aussi un trimorphisme non sexuel des formes macroconques lorsque l'on s'attache au seul caractère épaisseur. Plusieurs hypothèses sont émises pour interpréter ce résultat et une étude en partie bibliographique de la famille des Cardioceratidae fournit des éléments de réponses.

SOME PRECISE DETAILS ON THE POLYMORPHISM IN FAM. CARDIOCERATIDAE DOUVILLE (AMMONOIDEA)

SUMMARY

Among the *Quenstedtoceras* Hyatt genus as in many other Ammonites genera, there is a certainly sexual dimorphism between microconch and macroconch forms. Statistical studies presently in progress show that, considering only the thickness character, there also exists a non sexual trimorphism among macroconch forms. To interpret this finding various hypotheses are suggested and partly bibliographical investigation of the Cardioceratidae family gives clues to the answer.

Introduction

Depuis plus de trente ans, sous l'impulsion en particulier de Julian Huxley, la conception typologique de l'espèce en faveur depuis Linné (1758) a été remplacée par la conception biologique de l'espèce. Dans cette nouvelle optique, l'espèce n'est plus représentée par un type morphologique mais par un ensemble de populations interfécondes entre elles. Les études détaillées faites sur les espèces actuelles ont permis

---

* Institut des Sciences de la Terre, 6 bd. Gabriel, 21000 Dijon.

de montrer qu'il existait au sein de l'espèce une variabilité importante quantifiable par des méthodes statistiques. Ces études ont permis également la mise en évidence dans certains cas de groupes morphologiques distincts au sein d'une même espèce. Deux dans le cas du dimorphisme sexuel, souvent plusieurs dans le cas du polymorphisme intraspécifique.

En paléontologie et en particulier depuis les travaux de Buckman, la conception typologique de l'espèce était jusqu'à une époque récente la seule base de travail. Cette conception poussée à l'extrême par de nombreux auteurs portait en elle-même sa négation puisque chaque individu pouvait à la limite devenir l'holotype d'une nouvelle espèce. C'est pour lutter contre cette conception qui était biologiquement fausse que quelques rares paléontologistes décidèrent d'appliquer aux espèces fossiles la conception biologique de l'espèce vivante. Au critère d'interfécondité inutilisable en paléontologie, on a substitué les critères de variabilité et de discontinuité morphologiques. Les méthodes statistiques fournissent l'instrument de travail indispensable à cette étude. Ces méthodes appliquées aux céphalopodes fossiles ont mis en évidence un certain nombre de faits dont l'interprétation dans une conception biologique de l'espèce pourrait remettre en cause la notion d'espèce acceptée classiquement chez les Ammonites.

Etude du genre *Quenstedtoceras* Hyatt

Esquisse bibliographique

Au Callovien supérieur (zone à Lamberti) se développe dans une grande partie de l'hémisphèse Nord, un genre d'Ammonite caractérisé par :

- des formes minces à ventre aigu ou arrondi, à côtes primaires fines et nombreuses ou fortes et peu nombreuses, à côtes secondaires libres ou reliées aux côtes primaires.

- des formes d'épaisseur moyenne à très forte, avec une costulation présentant le même type de variabilité que dans le cas des formes minces.

Cependant, l'observation directe montre qu'il existe tous les intermédiaires entre les formes les plus minces et les formes les plus épaisses. Cette constatation n'est d'ailleurs pas originale puisque Nikitin dès 1878, dans son étude sur le groupe de l'*Ammonites funiferus* qui correspond en grande partie à la famille des Cardioceratidae, écrit p. 109 :"Les formes réunies dans le groupe de l'*Ammonites funiferus* (Phill.), se distinguent par une tendance extraordinaire à la variabilité, variabilité elle-même extraordinaire pour des ammonites qui sont des organismes souvent variables".

C'est très certainement l'observation de cette importante variabilité qui a conduit les anciens auteurs à limiter le nombre des espèces au sein du genre *Quenstedtoceras*. Sowerby en 1819 décrit deux espèces d'épaisseur faible, *Ammonites lamberti* - *A. leachi* et une espèce renflée, *A. omphaloïdes*, dont l'épaisseur s'accroît rapidement avec l'âge. En 1827, il crée une nouvelle espèce, *A. sutherlandiae*, pour les formes renflées dont l'épaisseur augmente lentement avec l'âge.

En 1848, d'Orbigny qui possédait un abondant matériel en provenance essentiellement du Calvados (plus de 200 échantillons), dût être

impressionné par la grande variabilité de ce genre puisqu'il n'accepta que trois espèces : *Ammonites lamberti* (Sow.) qui correspond aux formes minces ou peu épaisses, *A. mariae* (d'Orb.) qui correspond à des formes d'épaisseur assez faible, adulte à un petit diamètre et *A. sutherlandiae* (Murch.) qui correspond aux formes assez épaisses (pl. 176 et pl. 177, fig. 1-2) et très épaisses (pl. 177 , fig. 3-4).

Eichwald (1869) se contente de deux espèces : *Ammonites lamberti* (Sow.) dont il dit qu'il existe des variétés nombreuses qui sont suivant l'âge renflées ou comprimées et *A. carinatus*, forme renflée dont le dernier tour s'élargit de façon considérable.

Quenstedt (1886-87) décrit une seule espèce dans le genre *Quenstedtoceras* mais précise quatre variétés : *Ammonites lamberti* et *A. lamberti macer* pour les formes minces, *A. lamberti pinguis* pour les formes d'épaisseur moyenne et *A. lamberti inflatus* pour les formes très épaisses.

Weissermel (1895) dans sa révision du genre *Quenstedticeras* note que les espèces qui composent le genre appartiennent soit à des formes épaisses soit à des formes minces sans préciser toutefois les rapports qui existent entre ces deux groupes. Il reconnait 4 espèces caractérisées par des épaisseurs moyennes différentes : *Quenstedticeras lamberti* (Sow.) pour les plus minces, *Q. mariae* (d'Orb.), puis *Q. sutherlandiae* (Murch.) et enfin *Cadoceras* (= *Quenstedtoceras*) *carinatum* (Eich.), pour les formes les plus épaisses.

Par la suite, un certain nombre d'auteurs décriront quelques espèces nouvelles et reconnaîtront pour le genre un nombre plus ou moins grand d'espèces : 5 pour Nikitin (1881 et 1884), 10 pour Schellwien (1894), 8 pour R. Douvillé (1912).

Avec Buckman, on assiste en quelques années à l'éclatement du genre *Quenstedtoceras* en 8 groupes dont quelques uns sont monospécifiques. *Eboraciceras* Buck., *Eichwaldiceras* Buck., *Lamberticeras* = *Bourkelamberticeras* Buck., *Prorsiceras* Buck., *Quenstedtoceras* Hyatt, *Sutherlandiceras* Buck., *Vertumniceras* Buck., *Weissermeliceras* Buck.

Dès 1938, 5 des 8 genres de Buckman furent employés par Arkell et Maire comme des sous-genres du genre *Quenstedtoceras* au sens large, montrant ainsi que les coupures d'ordre générique effectuées par Buckman étaient beaucoup trop rigides et ne correspondaient pas à la réalité. Les trois autres genres furent mis en synonymie et donc abandonnés.

En 1952, cette subdivision en sous-genre est remise en question par Makowski qui pense pouvoir affirmer que "Buckman a distingué plusieurs sous-genres fondés sur des caractères qui semblent avoir seulement une valeur spécifique". Pour lui, il n'existe que deux sous-genres:

1). *Quenstedtoceras* s.st. Hyatt réunissant les espèces atteignant au maximum 65 mm de diamètre et dont la dernière chambre d'habitation est costulée.
2). *Bourkelamberticeras* Buck. auquel on peut attribuer les espèces atteignant des tailles plus grandes (jusqu'à 220 mm de diamètre) et ayant la dernière chambre d'habitation lisse.

Il conserve 2 espèces dans le sous-genre *Quenstedtoceras* : *Q. (Q.) vertumnum* (Leck) et *Q. (Q.) mariae* (d'Orb.) et 5 dans le sous-genre *Bourkelamberticeras* :

Q. (B.) henrici (Douv.), *Q. (B.) mologae* (Nik.), *Q. (B.) rybinskianum* (Nik.), *Q. (B.) carinatum* (Eich.), *Q. (B.) lamberti* (Sow.).

En 1962, Makowski va plus loin puisqu'il ne conserve pour le genre *Quenstedtoceras* que quatre espèces. Chaque espèce est constituée par des formes adultes à un faible diamètre (inférieur à 65 mm) qu'il assimile aux mâles et des formes adultes à un diamètre important (supérieur à 105 mm) qu'il assimile aux femelles. Les deux premières espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) correspondent aux formes minces, *Q. vertumnum* (Leck.) et *Q. mariae* (d'Orb.) aux formes plus épaisses (voir text plate V et VI, p. 37 et 39). L'espèce *Q. lamberti* (Sow.) appartient au groupe des formes minces puisqu'elle dérive de l'espèce *praelamberti* (Douv.) par évolution.

Enfin en 1963, J.H. Callomon écrit dans son ouvrage "Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites", p. 49 que "toute la série des macroconques qui va depuis des formes en disque *Quenstedtoceras (Lamberticeras) lamberti* (Sow.) jusqu'à des formes en boulet de canon *Quenstedtoceras (Eboraciceras) grande* (Arkell) sont les parties d'une même espèce génétique". Il reconnaît par ailleurs l'existence d'un groupe microconque qui, cela est sous-entendu, appartient à la même espèce biologique.

Cette étude bibliographique succincte du genre *Quenstedtoceras* met en évidence les profonds changements intervenus quant à l'interprétation des faits. Si l'on ne tient pas compte des espèces qui sont en réalité des microconques, on s'aperçoit que pour les macroconques certains auteurs anciens (avant Buckman) n'admettent que deux espèces : l'une correspondant aux formes minces, l'autre aux formes à épaisseur soit moyenne soit forte (d'Orbigny, Eichwald) ; d'autres en admettent trois correspondant respectivement aux formes minces, moyennes, épaisses (Sowerby, De Haan, Quenstedt, Weissermel) ; d'autres enfin admettent un nombre d'espèces plus grand (Nikitin, Schellwein, Douvillé). On assiste donc peu à peu à une augmentation du nombre des espèces avant l'éclatement du genre en huit genres nouveaux au début du XXe siècle. A partir d'Arkell et de Maire, une tendance contraire se manifeste, tout d'abord par l'utilisation de cinq des huit genres de Buckman comme sous-genres, ensuite par la diminution du nombre des sous-genres employés, puis la diminution du nombre des espèces pour aboutir enfin à l'hypothèse d'une seule espèce biologique (J.H. Callomon 1963 et 1969).

Etude statistique du genre *Quenstedtoceras*

1) - Les formes macroconques.

Des études personnelles sur le genre *Quenstedtoceras** (plus de 1 200 individus mesurés ou observés) montrent, grâce aux méthodes statistiques, la présence constante au sein des populations étudiées de trois groupes statistiquement distincts (critère de discontinuité) pour le caractère épaisseur. Les autres caractères (hauteur, ombilic, nombre de côtes externes et internes) n'autorisent en aucun cas une telle subdivision.

A environ 30 km au Sud de Dijon, près de Magny, existe un gisement qui a fourni de très nombreux fossiles. L'étude de la faune permet d'affirmer que ce gisement représente un laps de temps assez court, de durée semble-t-il égale ou inférieure à celle d'une sous-zone d'ammonites.

---

* D. Marchand 1970. Les *Quenstedtoceras* de la zone à Q. lamberti en France. Thèse de 3e cycle.

On peut donc estimer que tous les individus appartiennent à une même population. L'étude de l'histogramme obtenu (pl. I, fig. 1), pour le rapport E/H (épaisseur par rapport à la hauteur) montre qu'il existe bien, comme l'a noté Callomon pour les formes anglaises, un passage sensiblement continu depuis des formes très minces jusqu'à des formes très épaisses. Mais cette étude montre également la prédominance des formes minces (90,2 %) par rapport aux formes d'épaisseur moyenne (6,3 %) et aux formes très épaisses (3,5 %).

Autour de Dijon existent un certain nombre de gisements, géographiquement proches et sensiblement de même âge. Sur les histogrammes E/H et e(= 100 E/D) apparaissent les formes minces et les formes d'épaisseur moyenne (pl.I, fig.2). Les formes épaisses existent mais elles sont à l'état de fragments non mesurables et n'apparaissent pas sur ces histogrammes.

Les pourcentages obtenus sont les suivants :

Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
38,8 %	8,6 %	2,6 %

Un certain nombre de gisements très fossilifères récemment découverts en Côte d'Or et actuellement en cours d'étude donnent les pourcentages suivants :

	Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
Luxerois	83,6 %	9,8 %	6,6 %
Diénay (région de)	88 %	6,3 %	5,7 %
Hauteville	94,7 %	3,1 %	2,2 %

J'ai pu étudier, sur un matériel de collection très abondant, la faune de Villers-sur-Mer (Calvados). Les deux histogrammes e et E/H (pl.I, fig.3) mettent en évidence la même "structure tripartite" de la population bien que les trois groupes apparaissent moins nettement. L'explication de ce phénomène est simple. En effet, le gisement de Villers-sur-Mer représente très certainement la totalité de la zone à Lamberti, c'est-à-dire un temps beaucoup plus long qu'en Bourgogne : L'échantillon se trouve ainsi constitué par des individus de niveaux stratigraphiques assez différents ayant atteint des degrés évolutifs variés. L'évolution du genre *Quenstedtoceras* se faisant en outre par une diminution anagénétique de l'épaisseur, il est normal d'obtenir des histogrammes qui s'étalent vers les plus fortes valeurs comme cela apparaît nettement dans le cas des formes minces et épaisses.

Les pourcentages obtenus sont les suivants :

Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
68,2 %	9,6 %	22,2 %

Il est intéressant de noter que des formes minces sont beaucoup plus rare qu'en Bourgogne où le pourcentage le plus bas atteint 83,6 %.

Plusieurs interprétations sont plausibles pour expliquer ce phénomène :

- l'échantillonnage a été fait de façon incorrecte par les anciens paléontologistes qui récoltèrent de préférence les formes épaisses à cause de leur relative rareté.

- les formes épaisses étaient plus boréales que les formes minces et leur présence en Bourgogne marquerait simplement la limite Sud de leur extension ou de leur flottaison post-mortem.

- les gisements bourguignons représentent presque uniquement la sous-zone à Lamberti et ils peuvent être considérés comme contemporains. Le gisement de Villers-sur-Mer a fourni de très nombreux fossiles caractéristiques de la sous-zone à Poculum (moitié inférieure de la zone à Lamberti) comme *Quenstedtoceras henrici* (Douv.) et *Orionoides (Poculisphinctes) poculum* (Leckenby) et de la sous-zone à Lamberti comme *Q. lamberti* (Sow.). On peut donc penser que les formes épaisses primitivement abondantes dans la sous-zone à Poculum sont devenues beaucoup plus rares dans la sous-zone à Lamberti.

2) - Les formes microconques.

A côté des formes macroconques qui ne sont adultes qu'à un diamètre important (supérieur à 105 mm) on trouve des formes microconques adultes à un diamètre très nettement inférieur (moins de 70 mm). Ces deux formes ont la particularité d'être identiques durant cinq tours et demi (Makowski, 1962). Le dernier demi-tour des microconques acquiert un certain nombre de caractéristiques propres à l'état adulte : l'ombilic se déroule, les dernières loges se rapprochent, la costulation se renforce, le ventre devient plus aigu et l'ouverture se prolonge ventralement par un rostre. A ce même stade, il ne se produit aucun changement dans la croissance des macroconques dont la coquille n'acquiert les caractéristiques de l'adulte qu'entre les septième et huitième tours (Makowski, 1962).

Je pense, comme de nombreux auteurs, que ces deux formes sont l'expression d'un dimorphisme sexuel accusé. En effet, leur répartition géographique identique, leur présence constante "côte à côte" dans tous les niveaux stratigraphiques, leurs stades jeunes similaires, leur évolution parallèle justifient à mon sens cette conclusion.

Les microconques sont très souvent difficiles à déterminer avec certitude lorsque la loge d'habitation de l'adulte est absente ou incomplète et les pourcentages obtenus n'ont donc aucune signification. J'ai construit les histogrammes e et E/H pour les microconques reconnus. Ces histogrammes, largement étalés, montrent simplement qu'il existe côte à côte des formes d'épaisseur différente reliées entre elles par un nombre élevé d'individus. En aucun cas il n'apparaît de discontinuité comme chez les macroconques bien qu'il soit aisé de distinguer par la section et l'ornementation les formes microconques qui correspondent aux formes minces et celles qui correspondent aux formes épaisses.

Makowski en 1962 a distingué quatre espèces de *Quenstedtoceras* dans le gisement de Łuków. Cependant, d'après l'étude biométrique effectuée à partir des individus microconques figurés (bien qu'ils ne représentent qu'une estimation partielle de la population), il semble que l'on ait une continuité parfaite entre les 4 espèces pour les caractères étudiés (100 H/D, 100 O/D, N/2, n/2). Ceci confirme l'opinion émise par Callomon en 1969.

Les formes les plus minces, à section ogivale et côtes nombreuses correspondent aux espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) alors que les formes plus épaisses, à section subpentagonale et côtes

moins abondantes correspondent aux espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.). Les histogrammes e et E/H n'ayant pu être construits, il est impossible de savoir si le caractère épaisseur introduit une hétérogénéité au sein de la population.

Les macroconques des espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.) sont d'après les figurations de Makowski (1962) caractérisés par des tours épais à tous les stades de la croissance. Les macroconques des espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) semblent caractérisés par des tours jeunes assez minces et une augmentation brutale de l'épaisseur après 80 mm de diamètre (Makowski 1962, Marchand 1970).

L'évolution du genre *Quenstedtoceras* se fait à partir de formes de type henrici par diminution progressive de l'épaisseur et apparition d'un ventre aigu limité aux seuls stades jeunes dans le type praelamberti, constant tout au long de la croissance dans le type lamberti. On peut donc assimiler les espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) aux formes minces et les espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.) aux formes épaisses. Les pourcentages respectifs des deux groupes sont donc les suivants (d'après les chiffres donnés par Makowski p. 75, 76 et 78) : 62,5 % de formes minces contre 37,5 % de formes épaisses pour les macroconques et 79,8 % contre 20,2 % pour les microconques.

Ces résultats semblent confirmer non seulement l'abondance des formes minces par rapport aux formes épaisses mais également le fait que les formes épaisses sont proportionnellement beaucoup plus nombreuses à la base de la zone à Lamberti qu'au sommet. Il est en outre intéressant de constater que l'augmentation relative des formes minces dans la sous-zone à Lamberti semble se faire en même temps que l'extension géographique du genre *Quenstedtoceras* vers les régions mésogéennes (Marchand et Thierry 1974).

Conclusion à l'étude du genre *Quenstedtoceras*

Cette étude a permis de mettre en évidence deux faits très importants :

1. Il existe au sein des populations appartenant au genre *Quenstedtoceras* deux groupes distincts, microconques et macroconques, caractérisés principalement par la taille maximale des adultes. Cette dualité, très fréquente chez les Ammonoidés, semble être l'expression d'un dimorphisme sexuel.

2. Les macroconques présentent la particularité d'être fortement variables quant à l'épaisseur. Si ce caractère variait "uniquement sous l'action de causes multiples indépendantes et de faible amplitude, sa variation obéirait à une loi mathématique définie qui s'exprime par une courbe en cloche ou courbe de Gauss" (H. Tintant 1963, p.41). Les distributions obtenues pour les histogrammes e et E/H (pl.I, fig.1 à 3) ne s'adaptent en aucune façon à une telle courbe. Il existe donc au sein des diverses populations étudiées une hétérogénéité nette et constante dont l'interprétation s'avère très délicate.

Si l'on ne s'attache qu'aux seules formes minces, les plus abondantes, il apparaît que la distribution obtenue est assimilable à une courbe de Gauss. Elles semblent donc correspondre à un groupe homogène dont la variabilité répond parfaitement aux conditions énoncées ci-

dessus. L'étalement des histogrammes vers les plus fortes valeurs peut à mon avis s'expliquer facilement par l'action conjuguée des deux facteurs suivants :

- l'épaisseur relative de la coquille augmente peu à peu avec l'âge et un excès de formes d'assez grande taille perturbe la distribution,

- les fossiles étudiés ne sont pas suffisamment synchrones pour que l'on ne trouve pas côte à côte dans le gisement des formes plus anciennes d'épaisseur moyenne plus grande, et des formes plus récentes d'épaisseur moyenne plus faible.

Les individus qui s'écartent de ce groupe homogène se répartissent sur un nombre très élevé de classes dont le nombre excède le plus souvent le double de celui des formes minces. Dans le cas où le gisement représente un laps de temps court, comme c'est le cas à Magny (pl.I, fig.1), il semble bien exister une discontinuité entre les formes les plus épaisses (E/H : 1,36 à 1,88) et les formes d'épaisseur moyenne (E/H : 0,88 à 1,28). Cependant le peu d'individus récoltés ne permet pas de préciser si les mesures obtenues se répartissent ou non suivant une courbe de Gauss.

IL existerait donc, en plus du "dimorphisme sexuel", un trimorphisme constant des macroconques. Deux schémas explicatifs peuvent être retenus pour tenter d'interpréter ce phénomène :

- Le genre *Quenstedtoceras* est constitué de 3 espèces à dimorphisme sexuel accusé qui évoluent parallèlement durant toute la durée de la zone à Lamberti.

- Le genre *Quenstedtoceras* est constitué d'une seule espèce caractérisée par un polymorphisme intraspécifique important. Il est alors nécessaire de se demander quelle est l'origine de ce polymorphisme. Dans les espèces actuelles où il existe, ce polymorphisme est bien sûr d'origine génétique. Il se caractérise par : "La coexistence de deux ou plusieurs formes différentes d'une même espèce, présentant des caractères discontinus, dans des proportions telles que la plus rare ne puisse être conservée simplement par la répétition d'une même mutation" Ford 1945. Dans de nombreux cas, le polymorphisme est lié à des conditions écologiques différentes. Sacchi par exemple (1972) a pu montrer que le polymorphisme de la coquille des Littorines (*Littorina obtusata, mariae,saxatilis*) était en partie l'expression d'une adaptation à diverses niches écologiques.

Au Callovien supérieur (zone à Lamberti) le genre *Quenstedtoceras* représente dans de nombreux gisements la majeure partie de la faune d'Ammonites (Marchand, Thierry 1974). On peut se demander, dans l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique, si la niche écologique occupée par cette espèce très répandue était homogène ou si au contraire cette espèce colonisait soit une niche écologique plus ou moins hétérogène soit plusieurs "sous-niches écologiques" relativement distinctes. Dans cette dernière hypothèse, il faut supposer qu'une de ces "sous-niches" était plus favorable que les autres pour expliquer la grande abondance de l'un des groupes. Il serait en outre très possible que ces "niches écologiques" aient été situées dans une aire géographique assez restreinte si l'on suppose que leur répartition se faisait verticalement en fonction de la bathymétrie, ou horizontalement en fonction d'une adaptation à une vie pélagique plus ou moins poussée.

Dans tous les cas, il faut également penser que d'autres facteurs tels que la température et les ressources alimentaires en particulier pouvaient avoir leur importance.

Il convient maintenant d'étuder les genres *Cardioceras* et *Amoeboceras* (Oxfordien - Kimméridgien inférieur) afin de savoir si les phénomènes mis en évidence dans le genre *Quenstedtoceras* se retrouvent dans ces deux genres.

Etude du genre *Cardioceras* Neumayr et Uhlig

A la limite du Callovien supérieur - Oxfordien inférieur, on voit apparaître au sein du genre *Quenstedtoceras* des individus qui sont caractérisés par une carène ventrale rudimentaire. Cette carène de plus en plus marquée et de plus en plus fréquente dans la sous-zone à Scarburgense se trouve individualisée chez tous les individus, au sommet de la sous-zone à Praecordatum (J.H. Callomon 1963). Le passage d'un genre à l'autre se faisant de façon continue pour ce caractère, il est intéressant de savoir si les groupes distingués chez les macroconques du genre *Quenstedtoceras* se retrouvent chez les macroconques du genre *Cardioceras*.

Victor Maire a récolté à Authoison (Haute-Saône) un nombre important de Cardioceratidés, tous de petite taille, caractéristiques de la sous-zone à Scarburgense (base de l'Oxfordien inférieur). L'étude biométrique effectuée sur un échantillon important mais incomplet de la population récoltée par V. Maire indique très nettement pour les histogrammes e et surtout E/H l'existence d'une bimodalité caractéristique. Il existe donc côte à côte à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae) des formes minces et des formes épaisses, les premières étant sans doute possible les plus nombreuses.

Une étude bibliographique montre clairement que dans les sous-zones à Bukowskii et Costicardia (zone à Cordatum) existent des formes minces (sous-genre *Cardioceras* Neum-Uhlig), des formes plus renflées (sous-genre *Pachycardioceras* Buck.) et des formes très épaisses (sous-genre *Goliathiceras* Buck.).

Le gisement de Neuvizy dans les Ardennes a fourni une importante faune de la sous-zone à Cordatum (zone à Cordatum). Les études entreprises montrent qu'il existe au sein de la population une variabilité continue et normale pour tous les caractères mis à part l'épaisseur. En effet les histogrammes obtenus (pl.II) indiquent qu'à côté des formes minces, les plus abondantes, existe un faible pourcentage de formes d'épaisseur moyenne ou forte. Ces histogrammes mettent également en évidence que les formes minces diminuent rapidement d'épaisseur jusqu'à 13 mm de diamètre environ, puis plus lentement jusqu'à 20 mm, diamètre à partir duquel les rapports e et E/H demeurent constants : les formes moyennes semblent garder une épaisseur constante tout au long de la croissance alors que les formes épaisses (très rares) semblent voir leur épaisseur augmenter peu à peu avec l'âge.

Les gisements de l'Oxfordien moyen (zones à Plicatilis et Transversarium) ont livré un nombre important de fossiles que l'on peut également rapporter très facilement à l'un de ces trois groupes.

Cette étude rapide et succincte du genre *Cardioceras* montre

non seulement la persistance, tout au long de l'Oxfordien inférieur et moyen, de la "structure tripartite" du genre *Quenstedtoceras*, mais également l'apparition simultanée d'un chevron ventral dans les trois groupes. Ce chevron se transforme par évolution en une carène bien individualisée chez les formes minces, en carène moins évelée chez les formes moyennes et en un chevron très marqué chez les formes les plus épaisses à ventre rond ou peu aigu.

On assiste donc, comme dans le cas du genre *Quenstedtoceras*, à une évolution parallèle de ces trois groupes durant l'Oxfordien inférieur et moyen.

Cet exemple se rapproche étrangement des évolutions parallèles constatées en particulier dans les familles des Reineckeidés (J.Bourquin 1968), des Kosmoceratidés (H. Tintant 1963), des Macrocephalitidés (J. Thierry) et des Pachyceratidés (N. Charpy 1975).

Etude du genre *Amoeboceras* Hyatt

Le genre *Amoeboceras* qui remplace progressivement le genre *Cardioceras* existe depuis la base de l'Oxfordien supérieur jusqu'au Kimméridgien inférieur. Il semble, d'après l'étude bibliographique que j'ai effectuée, que ce genre soit caractérisé par la disparition des formes d'épaisseur forte et moyenne, bien que certains spécimens, tous de petite taille, figurés par Quenstedt et Salfeld pourraient correspondre aux formes d'épaisseur moyenne.

Si on retient pour le genre *Cardioceras* l'hypothèse de trois lignées génétiquement distinctes évoluant parallèlement, il faut admettre qu'une seule d'entre elles (peut-être deux) est à l'origine du genre *Amoeboceras*. Si l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique est retenue on peut envisager dans le cadre des hypothèses émises pour le genre *Quenstedtoceras*, une diminution de ce polymorphisme soit par la disparition de "sous-niches écologiques", soit, ce qui me semble plus vraisemblable, par un appauvrissement de la variabiilité génique de l'espèce.

Il est intéressant de noter que parallèlement à cette diminution de la variabilité dans le genre *Amoeboceras* on assiste à une très nette régression de l'aire de répartition du genre qui n'occupe plus au Kimméridgien inférieur qu'une faible partie de la province boréale (Messejnikov 1973, p.80, fig.2).

Etude bibliographique de la sous-famille des Cadoceratinae Hyatt

Les travaux de Spath (1932) et de Callomon (1959, 1961, 1963) en particulier ont montré l'origine boréale et très ancienne de la famille des Cardioceratidés Douv. Celle-ci apparaît au Bajocien supérieur avec le genre *Cranocephalites*. Pour de nombreux auteurs, cette famille se divise en deux sous-familles : celles des Cadoceratinae Hyatt qui regroupe les genres *Cranocephalites* Spath, *Arctocephalites* Spath, *Arcticoceras* Spath, *Cadoceras* Fischer, *Chamoussetia* Douv. et celle des Cardioceratinae Siemiradzki qui regroupe les genres *Quenstedtoceras* Hyatt, *Cardioceras* Neum-Uhlig et *Amoeboceras* Hyatt. La première s'étend du Bajocien supérieur au Callovien supérieur (zone à Athleta), la seconde du Callovien supérieur (zone à Lamberti) au Kimméridgien inférieur.

Le genre *Cranocephalites* Spath apparaît au Bajocien supérieur (zone à Borealis) et se poursuit jusqu'au Bathonien inférieur (zone à Pompeckji). Il est caractérisé par des formes dont le rapport e semble varier, d'après les individus figurés, de 54 à 78, ce qui représente 12 classes si l'on utilise les mêmes intervalles de classe que dans le genre *Quenstedtoceras*. Dans la zone à Indistinctus ce rapport semble varier de 46 à 70, ce qui représente également 12 classes. Dans la zone à Pompeckji le genre *Cranocephalites* est très abondamment représenté. Si l'on regroupe en un même ensemble les différentes espèces décrites par Spath en provenance des "*Cranocephalites* Beds", on constate qu'il existe une continuité parfaite entre la forme la plus mince *C. furcatus* (Spath) (e = 35) et la forme la plus épaisse *C. subbullatus* (Spath) (e = 70), ce qui représente une étendue de 19 classes. Il apparaît donc que le genre *Cranocephalites* se caractérise par une assez faible variabilité de l'épaisseur (en comparaison de celles observées dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*). Malheureusement, aucune étude statistique n'a été jusqu'à ce jour effectuée sur une population abondante provenant d'un niveau stratigraphique précis. Il est dans ces conditions impossible de savoir si la répartition des mesures se fait de façon normale, (selon une courbe de Gauss), ou s'il apparaît comme dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*, une hétérogénéité pour le caractère épaisseur.

Le genre *Arctocephalites* Spath très abondant au Groenland dans la zone à Nudus semble caractérisé par une variabilité de l'épaisseur voisine de celle des *Cranocephalites* : e varie de 34 à 68 ce qui représente une étendue de 17 classes. Comme dans le cas précédent, il est impossible de savoir si la population étudiée par Spath est homogène ou non pour le caractère épaisseur. En provenance des "Arctocephalites (?) Beds", Spath a également décrit un individu très épais (e = 87) sous le nom d'*Arctocephalites* (?) *platynotus* (Spath pl.XI, fig.6 a-b). Si cet exemplaire est bien un représentant du genre *Arctocephalites*, il convient de considérer que cette forme peut occuper vis-à-vis de la majorité des *Arctocephalites* une position analogue à celle qu'occupe les formes épaisses par rapport aux formes minces dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*.

Le genre *Arcticoceras* Spath, dont peu de représentants ont été figurés, semble caractérisé par des individus dans l'ensemble plus minces (e varie de 36 à 54). Si l'exemplaire figuré par Spath (1932, pl. XIX, fig.5) sous le nom de *Pleurocephalites* (?) sp.ind. est en réalité un *Arcticoceras* cela signifie qu'il existe, dans ce genre, au moins deux groupes caractérisés par leur épaisseur.

Le genre *Cadoceras* Fischer qui apparaît au sommet du Bathonien supérieur présente à mon avis trois caractéristiques importantes :

- La différence entre les formes les plus minces et les formes les plus épaisses s'accentue de façon très nette. On assiste donc à une augmentation importante de la variabilité du caractère épaisseur qui rappelle celle observée dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Ceci avait déjà été bien analysé par Smorodine qui écrivait dès 1926, p.111: "Toutes les espèces du genre *Quenstedtoceras* peuvent être classées dans une série commençant par les plus aplaties (*Qu. lamberti, flexicostatum*) et finissant par les plus renflées (*Qu. Pavlovi*). Les espèces du genre *Cadoceras* peuvent être groupées de même et former une série complète depuis les formes les plus aplaties jusqu'aux formes renflées".

- Il existe dans un même niveau stratigraphique des individus qui se distinguent essentiellement les uns des autres par deux modes de croissance semble-t-il assez bien individualisés. Certains d'entre eux tels *C. voronetsae* (Frebold), *C. glabrum* (Imlay), *C. frearsi* (d'Orb.) dans Sasonov., sont caractérisés par des stades jeunes assez minces et, grâce à un changement brutal dans la croissance, par un stade adulte épais. D'autres tels *C. septentrionale var. latedorsata* (Frebold), *C. modiolare* (Luid., dans Sasonov), *C. elatmae* (Nik.) se caractérisent par une épaisseur importante à tous les stades de la croissance. Ceci opposerait le genre *Cadoceras* aux genres *Cranocephalites*, *Arctocephalites* et *Arcticoceras* dans lesquels la croissance en épaisseur chez tous les individus figurés semble se faire de façon constante, ce que Makowski a pu observer à Łukow ou ce que j'ai pu observer personnellement à Villers-sur-Mer dans le genre *Quenstedtoceras*. Ces observations confirment à mon sens celles de Kamicheva Elpatievskaia (1969) qui pense pouvoir scinder le genre *Cadoceras* Fischer en deux : le genre *Cadoceras* Fischer pour les formes très épaisses comme *C. modiolare* (Luidius) et le genre *Rondiceras* Kamicheva-Elpatievskaia pour les formes beaucoup plus minces comme *C. milachevischi* (Nik.). Le genre *Rondiceras* serait essentiellement du Callovien moyen et non du Callovien inférieur comme le genre *Cadoceras*.

- Le genre *Cadoceras* au s.l. a été trouvé en Grande-Bretagne, en France, en Allemagne, en Russie (région de Moscou) et même dans le Caucase, régions où les Cadoceratinés du Bajocien et du Bathonien sont absents. Il semble donc qu'il existe un certain parallélisme entre l'augmentation de la variabilité du caractère épaisseur dans le genre *Cadoceras* et sa progression vers les régions plus mésogéennes.

Conclusions

L'étude de la famille des Cardioceratidés entreprise ici à partir d'un abondant matériel et de nombreux documents bibliographiques met à mon avis en évidence plusieurs faits marquants dont l'interprétation est souvent délicate et parfois hypothétique. En effet, les observations effectuées dans cette famille comme dans d'autres, remettent en cause non seulement la notion d'espèce chez les ammonites mais également les schémas évolutifs précédemment établis et posent aux paléontologistes des problèmes taxonomiques difficiles à résoudre.

1. L'existence d'un dimorphisme entre des formes microconques et des formes macroconques déterminées à partir de la taille maximale des adultes et de la forme de leur ouverture constitue l'un de ces faits marquants. Makowski (1962) a mis en évidence ce dimorphisme tout d'abord dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cadoceras*. Callomon (1963) a montré son existence dès l'apparition de la famille des Cardioceratidés au Bajocien supérieur ainsi que sa persistance tout au long de l'évolution de la famille jusqu'au Kimméridgien inférieur. Mes recherches personnelles sur les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* (matériel de l'Ile de Skye) ont confirmé ces observations. L'hypothèse du dimorphisme sexuel est celle qui apparaît actuellement la plus plausible. Elle est à mon avis la seule qui permette d'expliquer d'une façon simple l'existence de ces deux lignées à évolution parallèle pendant une aussi longue durée. Elle permet également d'expliquer la similitude de leur répartition géographique ainsi que l'identité de leurs stades jeunes.

Cette constatation pose un certain nombre de problèmes taxonomiques. Plusieurs solutions peuvent être proposées pour les résoudre :

- l'hypothèse du dimorphisme sexuel est rejetée. Dans ce cas, microconques et macroconques seront rangés soit dans deux genres différents, soit dans deux sous-genres d'un même genre à moins qu'ils ne soient considérés comme deux espèces d'un même genre.

- l'hypothèse du dimorphisme sexuel est acceptée. De ce fait, microconques et macroconques sont les représentants d'une seule et même espèce.

Pour de nombreux auteurs tels J.H. Callomon (1963-1969) et H. Tintant (1963), la solution préconisée est la suivante : microconques et macroconques, regroupés en un même genre, correspondent à deux sous-genres distincts et donc à deux espèces différentes.

expl.: *Q. (Eboraciceras) carinatum* (Eich.)
Q. (Quenstedtoceras) vertumnum (Leck.)

ou

Q. (Cardioceras) highmoori (Arkell)
Q. (Subvertebriceras) densiplicatum (Boden)

Pour d'autres auteurs, tels Makowski (1962), Westermann (1964a), Palframan (1966, 1967, 1969) formes microconques et macroconques sont réunies en un même genre et en une même espèce mais sont affectées soit du signe ♂ soit du signe ♀

Expl.: *Quenstedtoceras henrici* (Douv.) ♂
Quenstedtoceras henrici (Douv.) ♀

Hecticoceras brightii (Pratt) ♂
Hecticoceras brightii (Pratt) ♀

2. L'étude des différents genres de la famille des Cardioceratidés a permis de montrer la grande variabilité qui existait quant à l'épaisseur des coquilles. Si l'échantillon provient d'un seul gisement et d'un niveau stratigraphique précis, on observe toujours un passage continu depuis les individus les plus minces jusqu'aux individus les plus épais. Dans ce cas, comme l'écrit J.H. Callomon (1963, p.49) "Le choix est clair : soit chaque individu est une espèce séparée, soit on emploie le même nom d'espèce pour tout le lot". Cependant, cette constatation qui me paraît tout-à-fait exacte, ne peut s'appliquer "telle quelle" aux genres étudiés ci-dessus. En effet, l'analyse statistique des populations appartenant aux genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* a montré l'existence d'une hétérogénéité nette et constante au sein de ces populations. En nous basant sur le critère dediscontinuité statistique, on est amené semble-t-il à distinguer pour les macroconques trois groupes morphologiques différenciés par la valeur moyenne de leur épaisseur.

L'hypothèse d'un genre composé de trois espèces apparaît en première analyse la plus vraisemblable. Cependant elle se heurte à un certain nombre d'obstacles. Tout d'abord les faits obligent à admettre pour ces trois espèces une évolution parallèle pendant une durée très longue (environ cinq zones d'ammonites pour la lignée *Quenstedtoceras-Cardioceras*), ce qui semble peu vraisemblable pour des espèces génétiquement séparées. De plus ces espèces ont une répartition géographique identique. Dans la nature il est assez rare de trouver en un même lieu plusieurs

espèces appartenant à un même genre sauf si ces espèces sont adaptées à des niches écologiques différentes. Enfin, l'existence de formes intermédiaires entre ces 3 espèces, par ailleurs identiques pour tous les autres caractères, est difficile à concevoir dans le cadre de cette hypothèse.

La deuxième explication, émise précédemment, est celle du polymorphisme intraspécifique. Elle présente l'avantage, par rapport à l'hypothèse précédente, de répondre facilement aux trois objections énoncées ci-dessus. Mais il faut alors supposer que cette espèce présente un polymorphisme intraspécifique constant et que l'évolution des genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* "se résume à l'évolution d'une seule espèce se modifiant plus ou moins rapidement avec une variabilité plus ou moins grande (H. Tintant 1963, p.476), du Callovien supérieur au Kimméridgien inférieur". Il va de soi que cette hypothèse pose des problèmes taxonomiques importants. Doit-on conserver pour ces groupes morphologiques les noms de genres créés par Buckman, soit comme genres soit comme sous-genres, ou préciser après les noms de genre et d'espèce, le nom de l'espèce à laquelle le morphotype se rattache.

expl. : *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.) morphotype *lamberti* (Sow.)
Quenstedtoceras lamberti (Sow.) morphotype *ordinarium* (Leck.)
Quenstedtoceras lamberti (Sow.) morphotype *carinatum* (Eich.).

Cette deuxième solution présente par rapport à la première un seul avantage : elle indique clairement l'appartenance des différents morphotypes à une seule espèce. En effet la première solution obligerait l'auteur à préciser qu'il considère les genres ou sous-genres employés comme des moyens de description et non comme l'expression d'une réalité biologique.

3. L'étude bibliographique de l'ensemble de la famille des Cardioceratidés a été effectuée en tenant compte des résultats obtenus dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Elle semble autoriser un certain nombre de remarques quant à l'évolution de cette famille. Il apparaît que celle-ci débute par des formes à ventre rond, d'épaisseur relativement variable (genre *Cranocephalites*) et se continue par des formes semble-t-il plus minces, de variabilité similaire , caractérisée entre autres soit par un ventre arrondi (genre *Arctocephalites*) soit par un ventre souvent plus aigu (genre *Arcticoceras*).

Avec le genre *Cadoceras*, au Bathonien supérieur et au Callovien inférieur, on voit apparaître les formes très renflées. La variabilité de l'épaisseur rappelle alors celle observée dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Au Callovien inférieur se produisent deux phénomènes qui me semblent importants. C'est tout d'abord l'arrivée dans des régions plus mésogéennes du genre *Cadoceras* où, je l'ai déjà signalé, les Cardioceratidés Bajocien et Bathonien sont inconnus. C'est ensuite l'apparition dans la zone à Gracilis (sous-zone à Calloviense) du genre *Chamoussetia* d'Orb. qui se caractérise surtout par un ventre aigu et qui représente à mon sens la première tentative vers le genre *Quenstedtoceras* (morphotype mince). Au Callovien moyen, le genre *Cadoceras* persiste et semble se caractériser non seulement par une variabilité importante de l'épaisseur mais également par le fait qu'il existe côte à côte des individus à stades adultes assez proches mais dont les tours internes sont souvent très différents.

Il semblerait, bien que les documents paléontologiques soient rares, qu'apparaisse au Callovien supérieur (zone à Athleta), le genre *Longaeviceras* Buck. caractérisé par une coquille dont les affinités avec les formes minces du genre *Quenstedtoceras* sont nombreuses (ventre aigu, faible épaisseur, costulation similaire). Si cette hypothèse est exacte, il s'agirait alors de la deuxième tentative vers le genre *Quenstedtoceras* (morphotype mince) :

A la limite des zones à Athleta et Lamberti, le genre *Cadoceras* passerait progressivement au genre *Quenstedtoceras* de la façon suivante : les formes à tours internes minces donneraient les formes déterminées par Douvillé comme *Q. henrici* (Douv.), celles à tours internes épais donneraient les formes du type *Q. carinatum* (Eich.). Puis c'est à partir de formes minces comme *Q. henrici* (Douv.) qu'apparaîtrait par évolution anagénétique le morphotype mince (D. Marchand, 1970). Le genre *Quenstedtoceras* atteint au sommet du Callovien supérieur (sous-zone à Lamberti) son maximum de variabilité au moment même où sa progression vers les régions mésogéennes est la plus nette.

Le genre *Cardioceras* à l'Oxfordien inférieur (zones à Mariae et Cordatum) présente une variabilité semblable à celle du genre *Quenstedtoceras* ainsi qu'une répartition géographique presque identique. A l'Oxfordien moyen (zones à Plicatilis et Transversarium) on assiste à l'abandon progressif des régions les plus mésogéennes, c'est-à-dire à une contraction de l'aire de répartition qui atteindra son maximum au Kimméridgien inférieur. Parallèlement il semble se produire une diminution de la variabilité de l'épaisseur surtout sensible dans le genre *Amoeboceras*.

C'est l'existence dans de nombreuses familles d'ammonites de lignées à évolution parallèle et à même répartition géographique qui a obligé un certain nombre de paléontologistes à envisager l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique constant pour expliquer ces phénomènes. Seules la génétique et la dynamique des populations actuelles pourront apporter une crédibilité à cette hypothèse en faisant la preuve qu'une espèce abondante et variable peut, soit par les simples lois de la génétique soit par une adaptation à des milieux de vie variés, présenter un polymorphisme susceptible de demeurer constant.

Ouvrages cités

ARKELL W.J., 1934-1947 - A monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds.

ARKELL W.J., 1938 - The Ammonite succession at the Woodham brik company's Pit. Akeman Street Station Buckinghamshire, and its bearing on the classification of the Oxford Clay. *Quart. Journ. Geol. Soc., 95*, p.135-222, pl.VIII à XI.

ARKELL, FURNISH, KUMMEL, MILLER, MOORE, SCHINDEWOLF, SYLVESTER-BRADLEY, WRIGHT, 1957 - Treatise on invertebrate paleontology.Part L., Mollusca 4, Cephalopoda Ammonoidea. *Geol. Soc. of America and Univ. Kansas Press*.

BOURQUIN J., 1968 - Les Reineckeidés. Annales Scientifique de l'Université de Besançon. 3e série Géologie fasc.4.

BOURQUIN J. et CONTINI D., 1969 - Découverte d'une espèce boréale : *Cadoceras (Stenocadoceras) nikitini* (Sokolov) dans le Callovien moyen du Jura. *Bull. Féd. Soc. Hist. Nat. de Franche-Comté, 71*, nelle série, p. 2-3.

BUCKMANN S.S., 1909-1930 - (Yorkshire) Type Ammonites, vol.I à VII (parts 1-70, 1909-1928). Index (71-72), *Morlay Daviès édit.* (1930).

CALLOMON J.H., 1959 - The ammonites zones of the middle Jurassic beds of East Greenland. *Géol. Mag., 96* (6), p.505-513, 2 pl.

CALLOMON J.H., 1963 - The Jurassic Ammonites faunas of East Greendland. *Experientia*, Suisse, *19*, (6), p.289-294.

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. of the Leicester literary and philosophical Soc., 57*, p.21-56, 1 pl.

CALLOMON J.H., 1969 - Dimorphism in Jurassic Ammonites : Some reflections: *in* Sexual dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. *Intern. Union of Geological Sciences*, sér.A, *1*, p.111-125.

CARIOU, ELMI, MANGOLD, THIERRY, TINTANT, 1971 - Zones de l'étage callovien en France. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7e sér., *13*, p.38-45.

CARIOU E., 1973 - Ammonites of the Callovian and Oxfordian. Atlas of Palaeobiogeography (Hallam). *Elsevier Scientific Publishing Company.*

CORROY G., 1932 - Le Callovien dans la bordure orientale du Bassin de Paris. *Mém. Carte Géol. Fr.*, Paris, 337 p., 29 pl.

CRICKMAY C.H., 1930 - Fossils from Harrison Lake area, British Columbia. *Nat. Mus. Canada, 63*, Geological série, 51, p.33-66, pl.8-23.

DJANELIDZE A., 1932 - Matériaux pour la géologie du Radcha. I. Les ammonites jurassiques de Tessi. II. La faune jurassique de Kortha et son âge. *Bull. Inst. Géol. de Géorgie, 1*, (1).

DONOVAN D.T., 1953 - The Jurassic and Cretaceous stratigraphy and Paleontology of Traillö, East Greenland. *Medd. o. Gronland, 3*, (4), Kobenhavn.

DONOVAN D.T., 1957 - The Jurassic and Cretaceous systems in East Greenland. *Medd. o. Gronland, 155*, (4), Kobenhavn, 214, 25 fig., 4 pl.

DOUVILLE R., 1912 - Etudes sur les Cardioceratidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. *Mém. Soc. Géol., 19*, (45), 77 p., 5 pl.

EICHWALD E., 1871 - Geognostische palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mangischalak und die Aleutischen Inseln. 200 p., 20 pl.

ENAY, TINTANT, CARIOU, 1967 - Les faunes oxfordiennes d'Europe Méridionale. Essai de zonation. Coll. du Juras.Luxembourg, *Mém. B.R.G.M.*, *75*, p. 635-664.

FORD E.B., 1945 - Polymorphism. *Biol. Rev.*, *20*, p.73-88.

FREBOLD H., 1957 - The Jurassic Fernie group in the Canadian Rocky Mountains and Foothills. *Geol. Survey of Canada, Mém. 287* (2531).

FREBOLD H., 1961 - The Jurassic Faunas of the Canadian Arctic. Middle and Upper Jurassic Ammonites. *Geol. Survey of Canada, Bull.*, *74*, p.1-43, 21 pl.

FREBOLD H., 1964 - Illustrations of Canadian fossils jurassic of Western and Arctic Canada. *Geol. Survey of Canada*, paper 63-4, 5 p., 51 pl.

FREBOLD H., 1964 - The Jurassic faunas of the Canadian Arctic : Cadoceratinae. *Geol. Survey of Canada, Bull.*,*119*, 27 p., 20 pl.

FREBOLD H., MOUNTJOY, REED, 1959 - The Oxfordian beds of the Jurassic Fernie Group, Alberta and British Columbia.*Geol.Survey of Canada, Bull.*, *53*, 47 p., 12 pl.

FREBOLD H., MOUNTJOY W.E., TEMPELMAN-KLUIT D.J., 1967 - New occurences of jurassic rocks and fossils in central and northern Yukon Territory. *Geol. Survey of Canada*, paper 67-12, 28 p., 3 pl.

FREBOLD H. et TIPPER H.W., 1967 - Middle Callovian sedimentary rocks and guide Ammonites from southwestern British Columbia.*Geol. Survey of Canada*, paper 67-21, 22 p., 3 pl.

FREBOLD H. et TIPPER H.W., 1973 - Upper Bajocian-Lower Bathonian Ammonites fauna and stratigraphy of Smithers area, British Columbia, *Can. Journ. of Earth Sciences*, *10* (7), p.11909-11931, 8 pl.

HAAN, 1825 - Ammonites et Goniatites Monographie. Lugduni Batavorum, 168 p.

IMLAY R.W., 1953a - Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska, pl.1 Western interior United States. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 249 A, p. 1-37, pl. 1-24.

IMLAY R.W., 1953b - Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska, pl.2, Alaska Peninsula and Cook Imlet regions. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 274 B, p.59-95, pl.8-13.

IMLAY R.W., 1962 - Jurassic (Bathonian or Early Callovian) Ammonites from Alaska and Montana. *U.S. Geol.Surv. Prof. Pap.*374C, 29 p., 8 pl.

IMLAY R.W., 1967 - Jurassic Ammonites succession in the United States.Coll du Juras.Luxembourg, *Mém. B.R.G.M.*, *75*, p.709-924.

KHIMCHIACHVILY, 1957 - Faune du Jurassique supérieur de Géorgie.*Akademia Nauk SSR*, 309 p., 31 pl.

KNYAZEV V.G., 1971 - Systématique de la famille des Cardioceratidae d'après la ligne de suture. *Geol. i Geofiz. SSSR*, *2*, p.140-146.

KRENKEL, 1914-1915 - Die Kelloway Fauna von Popilany in Westrussland. *Palaeontographica*, 61-62.

KUTEK J., MATYJA B.A., WIERZBOWSKI A., 1973 - Stratigraphical problems of the Upper Jurassic deposits in the Warsaw synclinorium. *Acta Geologica polonica*, *23* (3), p.549-575, 4 pl.

LAHUSEN J.I., 1883 - Die Fauna der jurassischen Bildungen des Rjasenschen Gouvernments.*Mém.Com.Geol.Russie, 1,* p.43-51, pl.IV et V.

LECKENBY, 1859 - Fossils of the Kelloway Rock of Yorkshire, *Q.J.G.S., 15,* p.4-15, 3 pl.

LOMINADZE T.A.- 1970 - On the migration of some Ammonites genera to the Early Callovian Basin of North Caucasus. *Bull. Acad. of Sci. of the Georgian SSR, 57* (2), p. 501-503.

MADSEN V., 1904 - On Jurassic fossil from East Greenland. *Medd. o. Gronland, 29* Kobenhavn, p.157-210.

MAIRE V., 1938 - Contribution à la connaissance des Cardioceratidés. *Mém. Soc. Géol. Fr.,* sér. nouv., *15,* Mém. 34, 134 p., pl.1-20.

MAKOWSKI H., 1952 - La faune callovienne de Lukow en Pologne. *Palaeontol. Polonica, 4,* 64 p., 9 pl.

MAKOWSKI H., 1962 - Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Palaeontol. Polonica, 12,* 92 p., 20 pl. h.t., 14 fig., 12 text.fig.

MARCHAND D., 1970 - Les Quenstedtoceras de la zone à Quenstedtoceras lamberti (Etude systématique et quantitative). Thèse de 3e cycle, Dijon.

MARCHAND D. et THIERRY J., 1974 - Les influences mésogéennes et boréales dans le Callovien de Bourgogne *B.S.G.F.,* 7e sér., *16* (4), p.476-489, 3 fig., 1 pl.

MELEDINA S.V., 1969 - Sur la systématique des Ammonites boréales du Jurassique moyen. *Akad. Nauk SSSR, Sect. de Sibérie, Geol. Geofiz., 5,* p. 11-21, 8 fig.

MESSEJNIKOV, 1973 - Paléobiogéographie de l'Eurasie du Nord au Mésozoïque. *Akad. Nauk SSSR, Section Sibérie. Publ. de l'Inst. de Géol. et Géoph., 80,* p.77-87.

MUNIER-CHALMAS, 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *B.S.G.F. 20* (3), p.170-174.

NIKITIN S., 1880 - Die Jura-Ablagerungen zwischen Rybinsk. Mologa und Myschkin an der oberen Wolga.*Mém. de l'Acad. Impér. Sci. de St.-Pétersbourg,* 7e sér., *28* (5), 98 p., 7 pl.

NIKITIN S., 1881-1885 - Der Jura der Umgegend von Elatma.*Nouveaux Mémoires Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou, 14*(2),p.85-133, 6 pl.

NIKITIN S., 1884 - Carte Géologique de Russie. Blatt 56, Jaroslaw, *Mém. Com. Géol. Moscou.*

NIKITIN S., 1884 - Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernments Kostroma. *Russ. k. Mineral. Ges.*2 d.ser. 20, p.13-88.

ORBIGNY A., d', 1842-1851 - Paléontologie Française. Terrains Jurassiques. *1,*Céphalopodes, Paris.

ORBIGNY A., d', 1845 - Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural dans Murchinson, Verneuil et Keyserling.vol.II, 3e partie, Paléontologie. Paris, Londres.

PHILLIPS I., 1829 - Illustrations of the Geology of Yorkshire, I à XVI, p.192, p.1 carte, 14 pl.

PALFRAMAN D.F.B., 1969 - Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites. Morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt), *in* Sexual dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic implications. *International Union of geological Sciences,* sér.A, *1,* p.126-154, pl.6 à 8, 11 text-fig.

PARYSHEV A.V., 1968 - Sur une nouvelle espèce du genre Quenstedtoceras du Callovien des dislocations de Kanev. *Geol. Zh. SSSR 28* (1), p.103-113.

POMPECKY J.F., 1900 - Jura fossilien aus Alaska.Verhandl.*Russ. k. Mineral. Ges. St-Petersburg, 38* (2), p.239.

QUENSTEDT F.A., 1846-49 - Petrafaktenkunde Deutschland. Cephalopoden.580 p., 36 pl. Tübingen.

QUENSTEDT F.A., 1858 - Der Jura. Tübingen. Text. 842, Atlas 100 pl.

QUENSTEDT F.A., 1867 - Handbuch der Petrefaktenkunde. Tübingen, 982 p., 86 pl.

QUENSTEDT F.A., 1885-1888 - Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Stuttgart. 1140 p., 126 pl.

REESIDE J.B., 1919 - Some American Jurassic Ammonites of the Genera Quenstedticeras, Cardioceras and Amoeboceras. Family Cardioceratidae., *U.S. Geol. Survey, Prof. Paper, 118*, Washington, 38 p., 24 pl.

REYMENT R.A., 1973 - Factors on the distribution of fossil Cephalopods. Part.3. Experiments with exact models of certain shell types. *Bull. Geol.Institut.Univ.Uppsala*. New-Series, *4*, p.133, p;7-41.

ROUILLIER, 1846 - Explication de la coupe géologique des environs de Moscou. *Bull.Soc.Imp.des Naturalistes de Moscou, 19*,(2) p.444-486, (4) p.359-467.

SACCHI C.F., 1972 - Le polychromatisme des littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe : Points de vue d'un écologiste. *Mém.Soc.Zool.France, 37*, p.61-101.

SALFELD H., 1914 - Monographie der Gattung Cardioceras Neumayr und Uhlig. Teil.I, Die Cardioceraten des oberen Oxford une Kimmeridge. *Zeit.der Deutsch.Geol.Ges., 67*, p.149-204, pl.16-20.

SASONOV N.T., 1957 - Couches jurassiques de la région centrale de la plateforme russe. Ouvrage du VNIGNI Leningrad.

SASONOV N.T., 1962 - Stratigraphie des dépôts jurassiques de la plateforme russe. *Colloque du Jurassique Luxembourg*, p.787-807.

SIEGRIED P., 1952 - Die Heersumer Schichten in Hildesheimer Jura. *Zug.Geol. Jahr., 67*, p.273-360, 10 pl., 18 Abbildungen et 1 tabl.

SMORODINE, 1926 - Etude sur les relations des ammonites de la famille des Cardioceratidés. *Bull.Ass.Rech.Sci.Fasc.Sci.Ire.Univ.Moscou, I*, p.97-114, pl.1.

SOWERBY J. et J. de C., 1812-1846 - Mineral Conchology, pl.1-337 (1812,1822, par J. Sow.) pl.338-648 (1822-1846), par J. de C.Sow.), 7 vol.

SPATH L.F., 1932 - The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson-Land (East-Greenland).*Medd.o.Groenland, 87* (7), 158 p., 26 pl., 14 text.fig.

SURLYK F., CALLOMON J.H., BROMLEY R.G., BIRKELUND T., 1973 - Stratigraphy of the Jurassic-Lower Cretaceous sediments of Jameson land and Scoresby land, east Greenland. *Groenland geologiske un der Bull., 105*,37 fig., p.1-76, 3 tabl., 11 pl.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale. *Publ. de l'Université de Dijon, 64,* 500 p., 58 pl.

TUCHKOV I.I., 1967 - New data on stratigraphy of Middle Jurassic sediments on the lower course of the Lena river.*Dokl. Akad.Nauk SSSR, 75,* p. 1355-1358, 3 fig., translated in Dokl. (Proc.) Acad.Sci.URSS (Earth Sci.), 175, p. 102-105.

WESTERMANN G.E.G., 1964a - Sexual dimorphismus bei Ammonoïden und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otoitidae. *Palaeontographica, 124,* Abt.A, Leifg.1-3, p.33-73, pl.6-9.

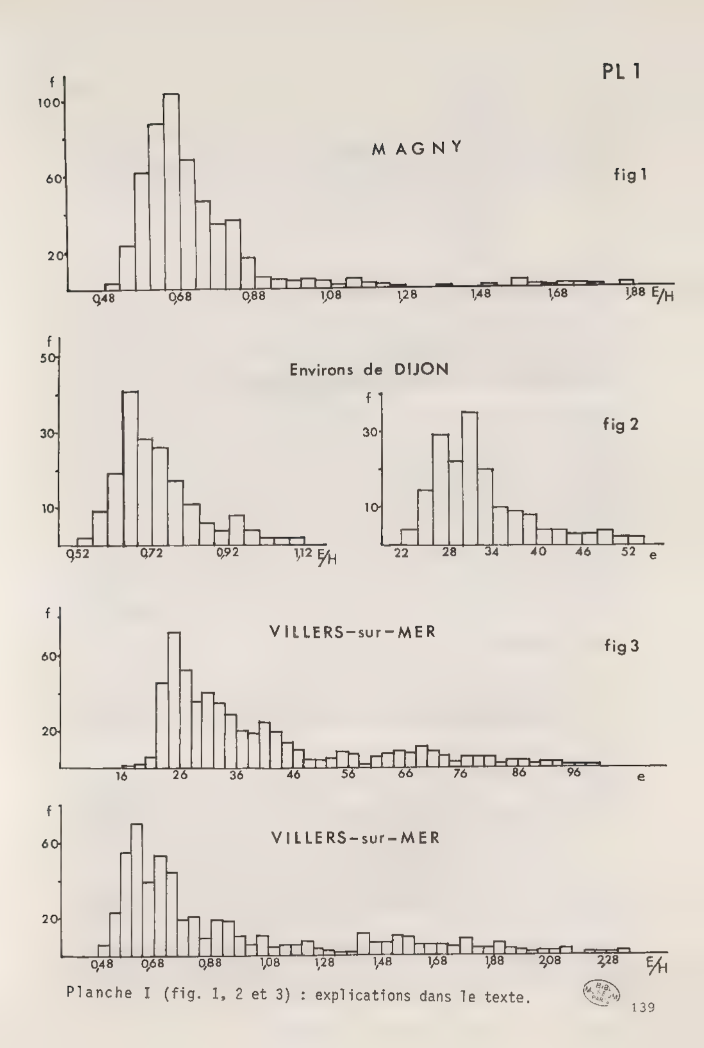


Planche I (fig. 1, 2 et 3) : explications dans le texte.

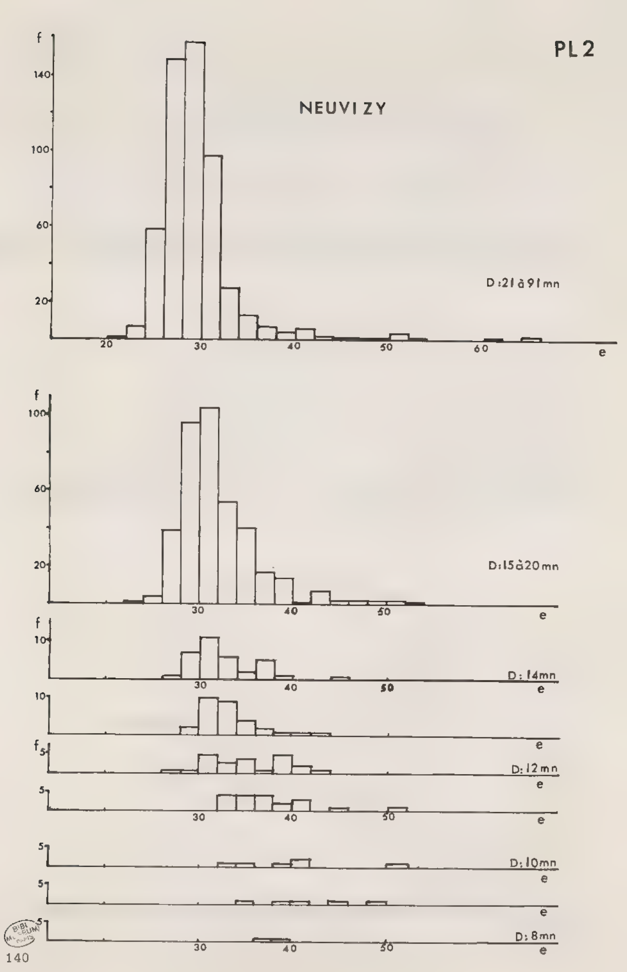


Planche II : explications dans le texte.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 141-177

UN EXEMPLE DE DIMORPHISME CHEZ LES PERISPHINCTIDES DE L'OXFORDIEN DE COTE D'OR : ANALYSE DE LA VARIABILITE DE L'ESPECE *SUBDISCOSPHINCTES DIVIONENSIS* NOV.

par Henri Tintant*

RESUME

L'étude biométrique et ontogénétique d'un important échantillon de Périsphinctidés des "Calcaires à fossiles silicifiés" des environs de Dijon (Oxfordien moyen, zone à Transversarium, sous-zone à Schilli), a mis en évidence la présence d'une seule espèce dimorphe, *Subdiscosphinctes divionensis* nov.

La forme microconque atteint un diamètre maximal de 155 mm et montre une ouverture avec apophyses latérales. L'ornementation est isocostée, avec des côtes nombreuses et fines, au plus bifurquées. Ce morphe est très proche de *S. kreutzi* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz).

La forme macroconque dépasse 370 mm de diamètre et montre une ouverture simple. Ses tours internes sont identiques à la forme précédente, mais avec l'âge les proportions se modifient et l'ornementation devient variocostée. Les côtes se renforcent et s'espacent, montrent une division polyfurquée palmée, puis se transforment en bourrelets espacés sur la loge d'habitation. Cette forme diffère assez des rares macroconques connus dans ce groupe pour justifier la création d'une espèce nouvelle, qui doit être placée dans le genre *Subdiscosphinctes* Malinowska et dans la sous-famille des Périsphinctidés.

AN EXAMPLE OF DIMORPHISM IN OXFORDIAN PERISPHINCTIDAE OF COTE D'OR : VARIABILITY OF SPECIES *Subdiscosphinctes divionensis* NOV.

SUMMARY

The biometric and ontogenetic study of an important sample of Perisphinctidae collected in the "Calcaires à fossiles silicifiés" (Middle Oxfordian, Transversarium zone, Schilli subzone), near Dijon, demonstrates the occurence of a single dimorphic species, *Subdiscosphinctes divionensis* nov.

The microconch reaches a diameter of 155 mm and develops a peristome with lappets. The ribbing is isocostate, with numerous, fine and bifurcated ribs. This morph looks very like *S. kreutzi* (Siem) and *S. richei* (de Riaz).

* Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, et Centre de Paléogéographie et de Paléobiologie évolutives, Associé au C.N.R.S. 6, bd. Gabriel, 21000 DIJON.

The macroconch exceeds a diameter of 370 mm, and has a simple peristome. The inner whorls are very like the preceding, but proportions change with age and ribbing becomes variocostate. Ribs become stronger and more distant, with a polyfurcate, palmate division. On the body chamber, they become finally widge-shaped. This form is different enough from all the other known macroconchs of that group to deserve the naming of a new species, which should belong to the genus *Subdiscosphinctes* Malinowska, in the subfamily Perisphinctinae.

Introduction

L'existence d'un dimorphisme très accentué, d'origine vraisemblablement sexuelle, dans la famille des Périsphinctidés (*Ammonitina*, Jurassique) a été reconnue de longue date et de nombreux exemples en ont été donnés (Callomon, 1963 ; Enay, 1966 ...). Il se traduit par la coexistence au même niveau, de formes microconques de taille réduite, à ouverture munie d'apophyses latérales et à ornementation isocostée, et de formes macroconques de taille beaucoup plus grande à ouverture simple et à ornementation variocostée. Mais la constitution de couples bien établis n'est pas toujours facile faute de matériel suffisant et d'études assez précises, comparables à celles effectuées par J. Palframan (1966, 1967) pour les Oppélidés. Tel est l'objet de la présente communication, qui porte sur une population assez importante de Périsphinctidés de l'Oxfordien moyen des environs de Dijon.

Les formes étudiées proviennent toutes d'une formation mince et bien caractérisée, les "Calcaires à fossiles silicifiés", exploités autrefois en de nombreuses carrières de la région dijonnaise. Epaisse d'une vingtaine de mètres, cette formation est constituée par des calcaires micritiques, à grain fin, de couleur claire, en bancs réguliers d'environ 20 cm, assez riches en fossiles entiers ou brisés dont le test est couvert d'orbicules de silice.

Cette formation surmonte les "Calcaires à *Pholadomya lineata*", en petits bancs bien réglés, souvent séparés par de minces lits argileux, et dépourvus de silicifications. Cet horizon est caractérisé par la présence de *Dichotomosphinctes wartae* Buck., *Discosphinctes jelskii* (Siem), *Larcheria schilli* (Opp.), *L. larcheri* Tint.

Au-dessus des "Calcaires à fossiles silicifiés" viennent les "Calcaires et marnes à *Pholadomya cor*",avec rares ammonites de la zone à Hypselum. La zone à Bifurcatus n'a pas été identifiée et semble correspondre à une lacune stratigraphique (Tintant, 1961 ; Tintant et Feuillée, 1973).

Les "Calcaires à fossiles silicifiés", outre des pistes de vers, des serpules et de nombreux Lamellibranches (*Gryphaea dilatata*, *Ctenostreon proboscideum*, etc.) renferment d'assez nombreuses ammonites ; ils sont notamment caractérisés par l'abondance des *Larcheria* (Tintant,1961) auxquelles sont associés *Perisphinctes (Perisphinctes) cuneicostatus* Arkell, et des Périsphinctidés involutes à côtes nombreuses et fines, habituellement rangés dans le genre *Discosphinctes* Dacqué. Ces formes montrent non seulement des microconques, mais aussi des grands macro-

conques atteignant jusqu'à 375 mm de diamètre, qui paraissent n'avoir jamais été décrits jusqu'ici, et qui montrent au cours de leur développement ontogénique d'importantes modifications morphologiques.

Depuis près de trente ans, j'ai poursuivi l'exploitation des gisements de ce niveau aux environs de Dijon (Carrière des Buttes-Chaumont, Talant, Corcelles-les-Monts, Gemeaux), et tout récemment une intéressante série de macroconques, venant de Vergy, m'a été communiquée par M. J.F. Bazin.

Grâce à ces récoltes, et au matériel trouvé dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, j'ai pu constituer un important échantillon comportant une trentaine d'individus microconques et une vingtaine de macroconques à tous les stades de leur développement.

Sur ces individus ont été mesurés les caractères habituels, hauteur H et épaisseur E du tour, diamètre de l'ombilic O, nombre des côtes primaires N et secondaires n, indice de division i. Le nombre des côtes a été compté par demi-tour, afin de permettre l'utilisation d'individus incomplets ; cette procédure met d'ailleurs mieux en évidence les changements de l'ornementation que le classique compte des côtes par tour.

Ces données quantitatives ont ensuite été traitées par les méthodes classiques de l'analyse statistique univariée et bivariée (voir Imbrie, 1956 ; Tintant, 1963). On a pu ainsi mettre en évidence l'homogénéité de la population étudiée, et définir de façon précise une espèce nouvelle. Dans l'exposé qui suit, j'étudierai d'abord les caractéristiques et la variabilité de cette espèce, puis je discuterai de son attribution spécifique, enfin de sa position générique et familiale. Cet ordre, inverse de celui généralement adopté, me paraît beaucoup plus logique, car ce n'est qu'une fois bien définies les caractéristiques d'une espèce que l'on peut étudier ses affinités génériques et sa place dans la classification

Famille *Perisphinctidae* Steinmann 1890

Sous-famille *Perisphinctinae* Steinmann 1890

Genre *Subdiscosphinctes* Malinowska 1972

Subdiscosphinctes divionensis sp. nov.
(Pl. I à VIII)

Holotype : spécimen n° E.V. 3, pl. IV, fig. 1
Provenance ; Vergy, Côte d'Or
Niveau : Calcaires à fossiles silicifiés ; sous-zone à Schilli; horizon à Larcheri.
Etymologie : de *Divio*, nom latin de la ville de Dijon.

Diagnose : Espèce dimorphe du genre *Subdiscosphinctes*. Forme macroconque de grande taille (jusqu'à 375 mm de diamètre), involute dans les tours internes, devenant de plus en plus évolute avec l'âge. Section des tours comprimée, plus ou moins rectangulaire. Ornementation faite de côtes tranchantes, minces, très serrées dans les tours internes, proverses. Leur nombre augmente jusqu'au diamètre de 100 mm, où il atteint un maximum (environ 80), puis décroît régulièrement jusqu'à la loge d'habita-

tion. Bifurquées dans les tours internes, elles deviennent tri, puis quadrifurquées. Division de type monoschizotome, palmée. Sur la loge, longue d'un demi-tour, les côtes secondaires disparaissent et les primaires se transforment en bourrelets espacés. Ouverture simple.

Forme microconque atteignant 160 mm, identique aux tours internes de la forme macroconque, mais à section plus comprimée et ornementation isocostée le nombre des côtes primaires s'accroît jusqu'à l'ouverture où il peut dépasser 120. Ouverture munie d'apophyses latérales.

Dimensions : les dimensions de l'holotype et d'un certain nombre d'exemplaires sont indiquées dans le tableau 1. Chaque fois que cela a été possible, les mesures ont été prises sur chaque individu à plusieurs diamètres différents. Faute de place, nous n'avons pas donné les dimensions de tous les spécimens composant l'échantillon et qui ont servi aux calculs et à la construction des graphiques ci-dessous.

N° Formes macroconques	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
E.V. 3	320	77	24	55	17	0,71	155	52	26		
(Holotype)	250	72	29	56	23	0,78	114	46	32		
	195	66	34				82	42	36		
	135						54	40	44		
	90						34	37	52		
	65						23	36	43		
E.V.4	375	90	24	63	17	0,59	186	50	20		
T.124	340	96	28	58	17	0,60	168	49	24		
	265	67	26	44	18	0,66	120	45			
	85						32	37	44		
T. 121	295	82	28	58	20	0,71	145	49	34	96	3,8
	240	65	27	54	22	0,82	107	45	38		3,2
	175	54	31				72	41	42		2,8
T. 31	290	85	29	60	21	0,71	145	50	34		3,6
	220	70	32	48	22	0,70	102	46	38		3,0
	155	50	33				66	43	42		
	101						40	39	48		
	80						30	37	52		
T. 125	270	73	27	69	25	0,94	119	44	35		3,0
	200	64	32				87	43	40		2,7
	140						56	40	40		
	105						38	37	55		
T. 120	245	75	30,5	56	23	0,74	104	42	30		3,3
	200	65	31,5	48	24	0,76	76	38	38		3,2
	145	53	36				55	37	45	2,5	

N° Formes macroconques (suite)	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
E.V. 2	230	72	31,5	52	22,5	0,72	98	41	28	75	3
	190	69	34	48	25	0,70	76	40	36	78	2,6
	140	52	37	40	29	0,77	56	39	52		2,4
	100						37	37	46		
	72								36		
T. 123	210	65	31	56	27	0,86	90	43	36		2,5
	180	58	32	42	23	0,73	70				2,4
	134	48	35	30	23	0,63			55		
E.V. 1	196	65	33	46	29	0,71	78	40	31	86	2,8
	152	51	33,5	42	28	0,80	60	39,5	46	96	2,8
	112	39	35	35	28	0,90	39	35	56		2,2
T. 113	195	58	25	40	20,5	0,69	88	45	28		2,8
	150	49	32	34	23	0,70	60	40			3,6
	90	39	43				35	38	52		2
T. 111	185	58	31	42	23	0,73	75	40	40		2,8
	112	40	36	30	26,5	0,75	35	31	53		2,1
	85						28	33	45		
	66	29	44	20	30	0,70	19	29	42		
T. 107	155	49	31	35	23	0,72	59	38	42		
	114	41	36				42	36	50		
Formes microconques											
T. 103	155	46	30	28	18	0,65	63	40	66		
	118	39	32	22	19	0,58	44	37			
	84	32	38	19	22,5	0,60	27	32	50		
T. 108	150	46	30	30	20	0,66	65	43	66		2
	118	39	33	22	19	0,56	42	35,5	54		1,7
	82						28	30	42		
T. 112	144	50	35	29	20	0,56	60	42	68		2
	114	35	31	25	22	0,71	52	45	56		1,8
	85	24	28	21	25	0,88					
T. 110	126	41	32,5	26	20	0,59	44	35	64		
	102	36	35	23	22	0,64	43	33	54		
T. 133	120	37	31	25	21	0,62	53	44	58		
	100	32	32	23	23	0,72	42	42	52		
	75	26	35	16	21	0,69	31	40	45		
T. 104	110	42	38	29	26	0,69	38	34	60		1,8
	80	32	40	24	30	0,75	24	30			1,6
	55	22	38	19	34	0,85	16,5	30	48		

N° Formes microconques (suite)	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
T. 132	110	42	38	31	28	0,74	37	34	64		1
	78	31	40	24	31	0,77	25	32	46		1,8
	58	23	41	21	36	0,91	17	29	42		1,6
T. 140	110	37	35	24	22	0,65	43	39	58		
	92	33	35				32	34			
	60								38		
T. 105	94	36	38	23	25	0,70	30	32	48		
	75	29	39	20	28	0,73	25	33	42		
T. 131	95	34	36	26	27	0,76	32	34	50		
	76	29	36	22	27	0,76	26	33	40		
	55	19	34,5	16	29	0,84	17	31	38		
T. 130	93	36	39	29	27	0,70	30	32	55		
	70	29	41	19	27	0,65	22	31	50		
	55								35		
T. 135	91	31	34	24	28	0,78	30	33	54		
	73	27	37	19	26	0,70	24	31	45		
	54	20	37	13	25	0,75	19	35	40		
T. 109	35	14	40	9,5	27	0,70	9	2,27	27		
	24	9	37	7	30	0,78					

Tableau 1 - Dimensions de quelques spécimens de *Subdiscosphinctes divionensis* n.sp.
D - Diamètre. H - hauteur du tour. E - Epaisseur du tour. O - Diamètre de l'ombilic (toutes ces valeurs en mm). h, e, o - Les mêmes variables exprimées en fonction du diamètre. N - Nombre des côtes primaires par demi-tour. n - nombre des côtes externes par demi-tour. i - Indice de division des côtes.

Provenance des spécimens :

Carrière des Buttes-Chaumont : T. 104; T. 105, T. 111, T. 123, T. 124, T. 130, T. 131, T. 132.
Talant - T. 103, T. 107, T. 108, T. 110.
Corcelles-les-Monts - T. 31, T. 112, T. 113, T. 120, T. 125, T. 140, T. 109.
Vergy (L'Etang-Vergy) - E.V. 1, E.V. 2, E.V. 3, E.V. 4.
Chaux (route de Chaux au Meuzin) - T. 121, T. 135.

Tous ces exemplaires sont déposés dans les collections de Paléontologie de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon.

Analyse de la variabilité de l'échantillon

Forme microconque :

La distinction entre individus adultes de la forme microconque, et jeunes ou nucleus de la forme macroconque, est souvent impossible en l'absence de l'ouverture, d'autant plus que le mode de fossilisation de nos exemplaires ne permet généralement pas d'observer les cloisons.

Les apophyses jugales, caractéristiques des microconques chez les Périsphinctidés comme dans beaucoup d'autres familles, n'ont que très rarement été observées chez les *Subdiscosphinctes*. Dans la série étudiée ici, deux individus au moins montrent très nettement ces apophyses. Courtes et larges, elles sont précédées d'un sillon étroit, mais profond, bordé de part et d'autre par un mince bourrelet (pl. I, fig. 1 b ; pl. III, fig. I). Ce fait confirme la présence des formes microconques et permet d'en préciser les caractères.

Description de l'adulte microconque : les deux exemplaires (T 103 et T 112) munis du péristome mesurent respectivement 155 et 144 mm. On peut donc estimer que la taille maximale de l'adulte microconque doit être comprise entre 150 et 160 mm.

A ce stade, l'ombilic est relativement large (environ 42 % du diamètre) et très plat. La section du tour (fig. 5 a, b) au voisinage de l'ouverture, est très comprimée (rapport E/H inférieur à 0,60). Les flancs sont plats, la paroi ombilicale basse, mais abrupte, le rebord ombilical arrondi, la région ventrale étroite et arrondie.

L'ornementation consiste en côtes primaires très nombreuses (120 à 130 par tour), très fines, tranchantes, droites, mais fortement proverses. Elles prennent naissance sur la paroi ombilicale, qu'elles traversent en direction d'abord rétroverse, pour se recourber brusquement vers l'avant sur le rebord ombilical. La plupart des côtes se bifurquent vers le tiers supérieur de la hauteur du flanc, en donnant deux côtes secondaires fines, proverses, d'égale force, traversant la région ventrale en dessinant un léger sinus vers l'avant. La bifurcation est de type dissymétrique, la côte primaire se prolongeant sans discontinuité dans l'une des secondaires, et l'autre secondaire venant se placer en avant de celle-ci. Un certain nombre de côtes primaires restent simples, si bien que l'indice de division reste généralement inférieur à 2. Cependant, le nombre de ces côtes décroît avec l'âge et, dans le dernier quart de tour, la bifurcation est la règle. Je n'ai observé aucune côte trifurquée chez ces microconques.

La ligne de suture n'est pas clairement observable. La loge d'habitation semble mesurer un demi-tour. Elle porte généralement une constriction étroite et peu profonde, parallèle à l'ornementation.

Variations individuelles et variations de croissance : l'étude de la variabilité de la forme microconque a pu être effectuée à partir de 28 individus dont la taille varie de 35 à 155 mm. Les points représentatifs des mesures sont portés sur les figures 1 à 4. L'analyse de la croissance des caractères quantifiables (hauteur et épaisseur des tours, diamètre de l'ombilic) en fonction du diamètre, menée par les méthodes

de l'analyse bivariée, montre la grande homogénéité de l'échantillon étudié : les points représentatifs se distribuent en un nuage très dense ; les coefficients de corrélation sont toujours supérieurs à 0,96 ; les coefficients de dispersion relative sont de l'ordre de 7 %, valeur tout-à-fait comparable à celles obtenues dans d'autres groupes d'Ammonites (Tintant, 1963). Une seule exception est celle de l'épaisseur du tour (r = 0,913 et D_a = 15,8), mais ces valeurs plus élevées paraissent s'expliquer par la présence fréquente de légères déformations.

Relation	F	r	b	S_b	a	S_d	D_a	Z	Z'
D - H microconques	35	0,963	0,285	0,0138	6,29	7,35	7,66		
macroconques	31	0,979	0,256	0,0094	10,60	12,52	6,93	1,74 (NS)	0,40 (NS)
ensembles	66	0,985	0,269	0,0057	8,01	11,04	8,13		
D - E microconques	34	0,913	0,176	0,0123	6,054	14,12	15,8		
macroconques	23	0,957	0,197	0,0119	7,88	19,51	10,5	1,23 (NS)	0,79 (NS)
ensemble	57	0,967	0,213	0,0071	7,88	13,44	13,4		
D - O microconques	35	0,971	0,455	0,0183	-8,76	7,43	7,7		
macroconques	36	0,986	0,502	0,0139	-14,51	12,14	6,89	0,81 (NS)	0,96 (NS)
ensemble	71	0,989	0,489	0,0086	-12,17	10,25	7,31		
E - H ensemble	57	0,970	0,698	0,0257	0,523	5,28	10,34		
D - N microconques	20	0,945	0,352	0,0257	17,19	12,25	11,77		
macroconques	29	-0,839	-0,121	0,0122	65,3	37,4	17,53		

Tableau 2 - Equations de croissance des dimensions de la coquille. F - Effectif de l'échantillon. r - Coefficient de corrélation. b - Coefficient de pente. S_b - Erreur type sur b. a - Interception. S_d - Coefficient de dispersion absolue. D_a - Coefficient de dispersion relative. Z - Test de comparaison des pentes des droites de régression. Z' - Test de comparaison des positions des droites de régression.

Les variations en fonction du diamètre sont parfaitement linéaires dans tous les cas étudiés. Les paramètres des équations de croissance sont consignés dans le tableau 2. Mais cette isométrie n'empêche pas d'importantes variations dans les proportions de la coquille avec l'âge, par suite de fortes disharmonies de croissance.

C'est ainsi que la hauteur du tour (fig.1) montre une forte disharmonie minorante, le rapport h = 100 H / D décroissant constamment, de 41 % pour des formes de 50 mm de diamètre à 32 % pour les grands individus de 150 mm. Cette variation est linéaire, sans brisure, sauf au voisinage de l'ouverture où la hauteur du tour diminue brusquement.

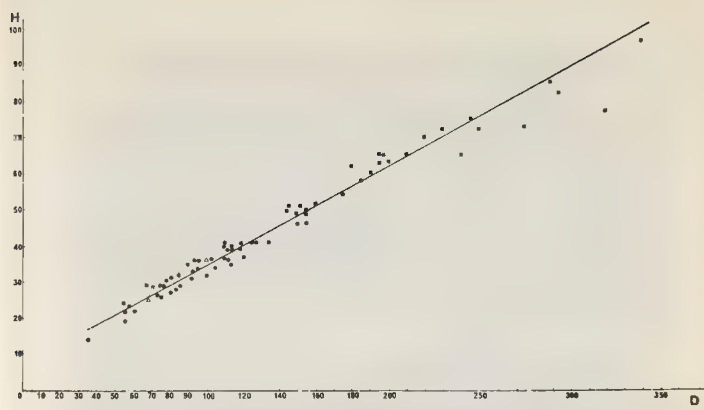


Fig.1 : Diagramme de dispersion des hauteurs du tour H en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. Cercles noirs : microconques. Carrés noirs : macroconques. Cercles blancs : *S. richei*. Triangles blancs : *S. kreutzi*. La droite représente l'équation de croissance ajustée à l'ensemble de l'échantillon.

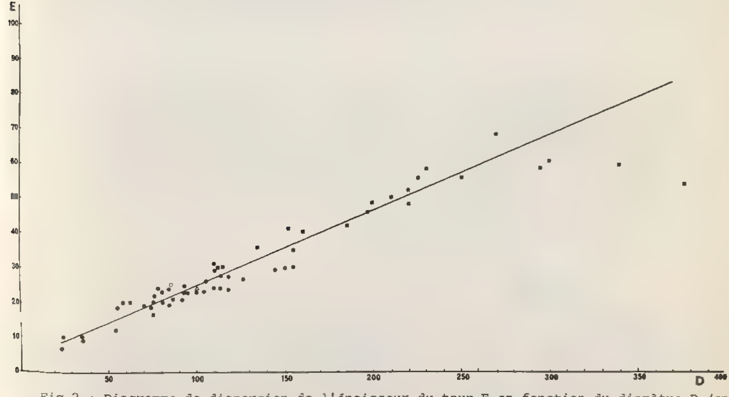


Fig.2 : Diagramme de dispersion de l'épaisseur du tour E en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. Noter la décroissance de l'épaisseur dans les formes de plus grand diamètre (adultes macroconques). Mêmes notations que fig.1.

L'épaisseur (fig.2) montre le même phénomène : décroissance disharmonique de e, qui passe de 28 à 24 % du diamètre entre 50 et 150 mm, et contraction de l'épaisseur au voisinage de l'ouverture.

La section du tour, résultante des croissances en hauteur et en épaisseur, montre également des modifications notables dans ses proportions, exprimées par le rapport E/H, et dans sa forme. Le premier décroît rapidement avec l'âge, passant de 0,80 chez les jeunes, de diamètre inférieur à 50 mm, à 0,70 chez les formes de 100 mm et plus. Sur la loge d'habitation, la constriction du tour s'accentue et se traduit par une compression notable, entraînant un rapport E/H inférieur à 0,60. A ces modifications dans les dimensions de la section s'ajoutent des modifications dans la forme ; chez le jeune, la section est trapézoïdale, sa plus grande épaisseur est située près du rebord ombilical et, de là, les flancs assez renflés convergent vers la région externe étroite et arrondie ; chez l'adulte, la section devient plus ou moins rectangulaire, les flancs sont plats et parallèles. Cette modification, très progressive, se produit plus ou moins tardivement suivant les individus (voir fig.5 b, d, e).

L'ombilic (fig.3) varie en sens inverse de la hauteur du tour, avec une forte disharmonie majorante : il passe de 28 % du diamètre chez les formes jeunes (diamètre inférieur à 50 mm) à plus de 40 % chez les grands adultes atteignant 150 mm. Il en résulte que son diamètre est inférieur à la hauteur du tour jusqu'à un diamètre de 90 mm, pour devenir supérieur à H au-dessus de cette valeur. On voit ici le danger d'une classification des espèces basée sur la comparaison des dimensions de l'ombilic et de la hauteur du tour, comme par exemple celle proposée par Klebelsberg (1907, p.166).

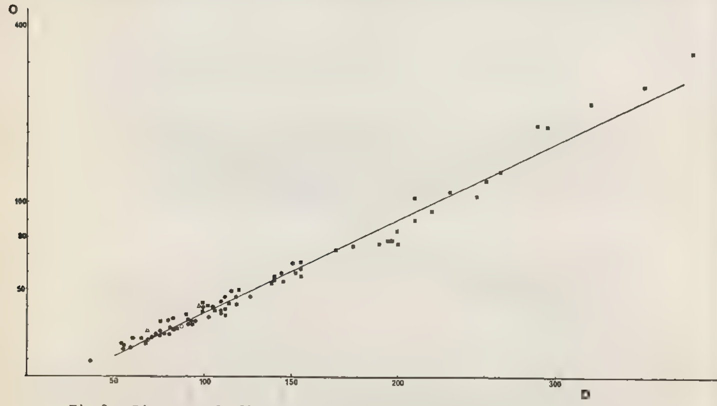


Fig.3 : Diagramme de dispersion du diamètre de l'ombilic O en fonction du diamètre de la coquille D (en mm), dans l'échantillon de *S. divionensis* sp.nov.
Même notations que figure 1.

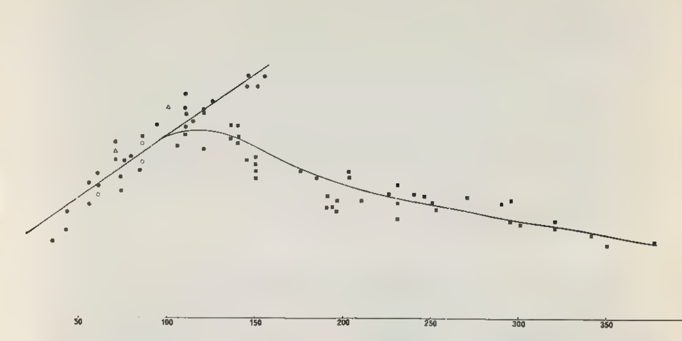


Fig.4 : Variation du nombre des côtes par demi-tour N en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. La droite représente l'équation de croissance ajustée aux formes microconques. La courbe correspond à la variation moyenne du nombre des côtes chez les macroconques.
Mêmes notations que fig.1.

L'ornementation enfin (fig.4) varie assez peu avec l'âge et reste toujours isocostée. On observe simplement un accroissement constant et linéaire du nombre des côtes primaires au cours de la croissance ; il passe d'une trentaine par demi-tour chez les petits individus (D = 40 mm) à plus de 60 chez les plus grands (D = 150 mm). En outre, chez les jeunes, les côtes primaires demeurant simples sont relativement nombreuses (i = 1,5 environ), et les secondaires se présentent souvent sous forme d'intercalaires. Chez les adultes, la bifurcation devient la règle et la liaison entre primaires et secondaires est plus nette. On n'observe aucune trace de trifurcation chez ces microconques. Comme il est de règle chez les Ammonites, la variabilité de l'ornementation est très supérieure à celle des caractères de la coquille. La dispersion relative est de l'ordre de 12 %.

Les constrictions généralement présentes sur la loge d'habitation paraissent plus rares ou mêmes absentes chez les jeunes.

Il résulte de ces variations ontogéniques que l'allure des individus se modifie progressivement avec l'âge. Les jeunes montrent un ombilic assez étroit, une section trapézoïdale à flancs légèrement renflés, une costulation assez espacée. Les adultes au contraire présentent un ombilic large, une section plus comprimée à flancs plats, une costulation très dense. Il serait erroné d'attribbuer à ces différences une valeur spécifique.

Forme macroconque

: Représentée par une vingtaine d'individus à divers stades de leur croissance, cette forme montre une variation ontogénique considérable, qui, à partir de tours internes identiques aux microconques décrits ci-dessus, conduit à de très grands individus dont le diamètre dépasse 375 mm et dont la morphologie est si différente que seule l'étude de séries complètes permet d'affirmer leur identité.

L'analyse statistique démontre que cette évolution individuelle est parfaitement continue, et ne fait que prolonger les tendances déjà notées chez les microconques. Les diagrammes (fig. 1 à 4) montrent bien que les dimensions des macroconques se placent exactement dans l'alignement de celles des microconques. Plus précisément encore, les équations de croissance calculées séparément, d'une part pour les microconques, d'autre part pour les macroconques, ne montrent aucune différence significative, ni pour les pentes, ni pour les intercepts (tableau 2). Enfin, les dimensions des tours internes des macroconques, lorsqu'elles ont pu être mesurées, se placent exactement au sein de celles des microconques de taille correspondante.

Il est très remarquable que la réunion en un seul ensemble des formes macroconques et microconques conduise à des coefficients de corrélation améliorés, et à une diminution de la dispersion relative. Il y a donc une parfaite homogénéité dans les dimensions des deux groupes. On retrouve ainsi, chez les grandes formes, les disharmonies de croissance déjà observées dans les microconques, et notamment l'accroissement constant du diamètre relatif de l'ombilic, qui finira par dépasser 50 % du diamètre total de la coquille chez les plus grands adultes, et la décroissance de l'épaisseur relative, qui donnera à ces individus une section très comprimée.

Ce n'est que sur la loge d'habitation que l'on observe des écarts importants par rapport à la linéarité : diminution de l'épaisseur et de la hauteur du tour, qui tend par suite à se contracter tendance corrélative, mais moins accentuée, à l'ouverture de l'ombilic.

Beaucoup plus frappantes sont les variations que subit l'ornementation. Dans les tours internes, jusqu'à un diamètre de 100 mm environ, cette dernière est indistinguable de celle des microconques : même forme et même densité des côtes, même type de division. Mais au-delà de ce diamètre, au lieu de continuer à croître, le nombre des côtes se stabilise, passant par un maximum (50 à 45 côtes par demi-tour) pour un diamètre compris entre 100 et 150 mm, puis il décroît régulièrement pour tomber à 40 environ vers D = 200 mm, et finalement à moins de 25 dans les plus grands adultes, au-dessus de 300 mm (fig.4).

La décroissance du nombre des côtes à partir de 150 mm est assez régulière et pratiquement linéaire, mais elle montre une dispersion plus forte que celle des autres caractères (r = 0,84 et D = 17,8 %). Ceci s'explique d'une part par le fait que les courbes individuelles de costulation ne sont pas en réalité rigoureusement linéaires, d'autre part par les fortes variations que présente la position du pic de ces courbes, qui peut se produire à des diamètres variant de 80 à 150 mm.

Ces modifications dans la densité des côtes s'accompagnent de modifications dans leur force et dans le mode de division. A mesure qu'elles s'espacent, les côtes primaires se renforcent et perdent leur caractère tranchant pour devenir rondes et épaisses. Sur le dernier demi-tour, elles se transforment même en véritables bourrelets très saillants, identiques

à ceux rencontrés dans *Arisphinctes* ou dans *Decipia*. Simultanément, l'indice de division s'accroît ; d'abord apparaissent des intercalaires entre les côtes bifurquées, puis ces intercalaires se réunissent à celle-ci, donnant des faisceaux de 3 côtes monoschizotomes. La côte primaire s'épaissit avant le point de division et les côtes secondaires sortent progressivement de celle-ci suivant un dispositif très caractéristique que l'on peut qualifier de palmé (voir fig. 8b et pl. VI, fig.1). Sur la fin du phragmocône, une quatrième côte externe apparait fréquemment. Il n'y a pas d'intercalaire libre entre les faisceaux. A ce stade, la costulation est vigoureuse, aussi bien pour les primaires que pour les secondaires. Mais sur la loge d'habitation, les secondaires s'affaiblissent rapidement, et seuls persistent des bourrelets épais et espacés.

Ces variations permettent de distinguer, au cours de l'ontogenèse de l'espèce, les stades suivants :

a) jusque vers 100 mm, les tours internes du macroconque sont absolument identiques aux microconques précédemment décrits, et ne peuvent en être distingués.

b) entre 100 et 150 mm, les dimensions des deux formes restent identiques, mais les jeunes macroconques ne présentent naturellement aucune des modifications liées à la maturité des microconques. Par suite, la section reste notablement plus épaisse (E/H = 0,70). En outre, l'ornementation commence à se modifier. Le nombre de côtes primaires ne s'accroît plus, le maximum étant atteint ici ; ces côtes commencent à se renforcer, à s'espacer et on voit apparaître des intercalaires entre les faisceaux bifurqués. A ce stade, il est donc assez aisé de distinguer les jeunes macroconques des microconques de même diamètre (pl. II, fig. 1, pl. V).

c) de 150 à 300 mm, l'ombilic s'accroît considérablement en valeur relative, passant de 40 % à près de 50 % du diamètre ; la section de modifie

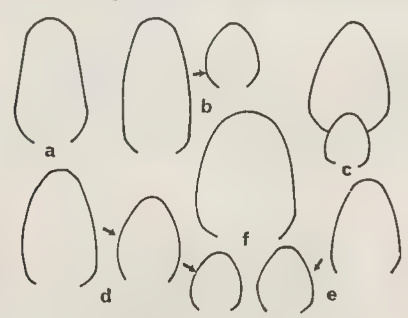


Fig.5 : Forme de la section chez quelques individus microconques de *S. divionensis* sp.nov. Noter les variations de la forme de la section avec l'âge chez un même individu. x 1.
a : T.103. b : T.111. c : T.104. d : T.110. e : T.107.
f : *Subdiscosphinctes* sp. nov. A, T.101.

peu. Les côtes primaires deviennent de plus en plus fortes et espacées. Elles s'épaississent nettement à leur extrémité distale, où elles se divisent régulièrement en trois, parfois en 4 côtes externes assez fortes. La division reste monoschizotome, palmée. Vers la fin de ce stade, l'indice de division approche de 4, mais les côtes secondaires commencent à s'atténuer (pl. IV, fig. 1-2 ; pl. VIII, fig. 2).

d) à partir d'un diamètre de 300 mm environ, c'est-à-dire sur le dernier demi-tour des plus grands exemplaires, correspondant sensiblement à la loge d'habitation, apparaît le stade final caractérisé par la disparition des côtes secondaires et la transformation des côtes primaires en bourrelets épais et espacés (pl. III, fig. 2). L'ombilic s'ouvre en s'écartant de la linéarité et devient très large (plus de 50 % du diamètre), la section très comprimée entre les bourrelets (fig. 6).

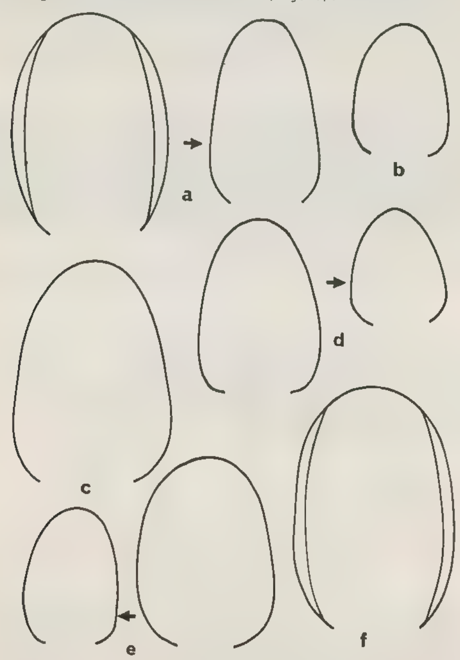


Fig.6 : Forme de la section chez quelques individus microconques de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. x 1.
a : T.124. b : T.108. c : T.31. d ; E.V.1. e : E.V.2. f : E.V.4.

Le péristome, conservé dans les deux plus grands exemplaires, est simple, incliné vers l'avant, avec une faible ondulation proverse au milieu des flancs.

Ce dernier stade n'est pas toujours présent, et nous possédons plusieurs individus munis de leur loge d'habitation se terminant par le stade c. Il s'agit sans doute de macroconques non adultes (pl. VI, fig. 1).

On observe d'autre part une assez grande variabilité dans la longueur des divers stades. Chez les formes typiques, le stade b, caractérisé par une costulation encore assez fine, dure relativement longtemps et le renforcement des côtes primaires, caractéristiques du stade c, n'intervient guère avant un diamètre de 180 à 200 mm (pl. IV, fig. 1, pl. V). Chez certains individus, au contraire, le stade b est plus bref et le stade c se manifeste nettement plus tôt, dès le diamètre de 150 mm (voir notamment l'exemplaire T.113, pl. IV, fig. 2).

L'exemplaire choisi comme holotype (E.V.3, pl. IV, fig. 1) est un grand macroconque montrant clairement la succession des différents stades du développement ontogénique. Les tours internes montrent, jusqu'au diamètre de 90 mm environ, une costulation particulièrement dense et fine (105 côtes au tour), avec un ombilic étroit et une section trapézoïdale. Ils offrent une très grande similitude avec l'exemplaire T. 110 (pl. II, fig. 2a, 6). Par suite, la section devient plus comprimée, l'ombilic plus large ; les côtes se renforcent et s'espacent ; elles s'épaississent à leur extrémité distale en donnant des faisceaux de 3 ou parfois 4 côtes. Sur le dernier demi-tour, l'ombilic est devenu très large (plus de 50 % du diamètre), les côtes primaires se renforcent encore tandis que les secondaires s'atténuent. Le stade final, caractérisé par les bourrelets espacés, débute sur la face non figurée de l'exemplaire 1/4 de tour avant la fin du dernier tour (abîmé sur la face figurée). Le péristome manque et la loge d'habitation (1/4 de tour) est incomplète. Celle-ci, lorsqu'elle est complète, mesure un peu plus d'un demi-tour (par exemple dans les exemplaires E.V.4 et T. 124).

Ligne de suture : généralement mal visible, elle n'a pu être observée que de façon incomplète sur un seul individu. Elle est par contre bien exposée sur un exemplaire des Deux-Sèvres, assez proche des formes bourguignonnes, dont il sera question plus loin.

Cette ligne de suture, constituée sur le plan habituel des Périsphinctidés est remarquablement découpée. Le lobe externe E est extrêmement long. Le lobe latéral est très étroit, très fin, un peu moins profond. Le lobe suspensif est très large et sensiblement de même longueur que le lobe latéral.

Attribution spécifique.

De l'étude précédente, il résulte clairement que toutes les formes étudiées appartiennent à une population homogène et représentent une espèce unique. Cette espèce présente un dimorphisme très net, conduisant à des formes apparemment bien distinctes, mais réunies par une série si continue qu'il est impossible de les séparer spécifiquement. Cet ensemble peut-il être rapporté à une espèce déjà connue ? Il semble que ce soient surtout les formes microconques qui aient retenu l'attention des paléontologistes. Une quarantaine d'espèces, très proches les unes des autres, ont été proposées dans l'Oxfordien moyen et supérieur, pour les formes du groupe qui nous intéressent, habituellement placées dans le genre

Discosphinctes Dacqué (= *Subdiscosphinctes* Malinowska). Décrites dans une optique typologique, souvent sur des individus uniques, basées sur de petites variations de l'involution, de la section, du nombre des côtes, ces espèces morphologiques sont difficilement comparables avec un échantillon étudié statistiquement dans l'esprit de la Systématique des populations. Une révision critique de toutes ces espèces, en vue d'en rechercher la validité et de dégager l'évolution du groupe, nécessiterait un travail considérable qui dépasse largement les limites de cette note. Un examen de la nombreuse littérature se rapportant aux *Subdiscosphinctes* montre que les espèces les plus proches de nos formes correspondent au groupe de *S. kreutzi* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz).

Subdiscosphinctes kreutzi (Siemiradzki, 1891, p. 41, pl. I, fig.4) est une forme à ombilic large, à section comprimée. Par ses dimensions, son holotype, refiguré récemment par W. Brochwicz-Lewinski (1972), se place dans le domaine de variation de l'échantillon bourguignon, mais en position un peu marginale. Il pourrait en représenter un variant très évolute et à section comprimée comparable à nos grands exemplaires à apophyses latérales. La costulation et le mode de division sont identiques, cependant le nombre des côtes primaires dans la forme polonaise est notablement plus élevé que sur nos spécimens. Sur l'holotype au diamètre de 100 mm, on compte 62 côtes sur le dernier demi-tour, c'est-à-dire autant que sur nos grands exemplaires de 155 mm.

L'absence de renseignement sur la variabilité de la population polonaise ne permet pas une comparaison plus précise.

Subdiscosphinctes richei (de Riaz, 1898, p. 37, pl. XV, fig. 3), de l'Oxfordien moyen de Trept (Isère), dont R. Enay a refiguré l'holotype (1966, fig. 159-2) et plusieurs topotypes, est encore plus proche par ses dimensions. Rapportées sur nos diagrammes, celles-ci occupent une position très centrale. Par contre leur densité de costulation est un peu plus faible, et la section du tour est moins comprimée.

En fait, si on reporte sur un graphique les dimensions données par Enay pour les représentants des trois espèces *S. kreutzi*, *S. richei* et *S. mindowe* (espèce réunie à juste titre par Brochwicz-Lewinski à *S. kreutzi*), on constate l'absence de toute discontinuité entre ces formes qui paraissent constituer un ensemble homogène , dont *S. kreutzi* représenterait les variants évolutes, à section comprimée et costulation dense, tandis que *S. richei* correspondrait aux formes les plus involutes, à section plus épaisse et costulation plus espacée. Les différences apparentes entre ces formes sont accentuées du fait que *S. richei* est généralement représenté par des individus de petite taille dans lesquels, par suite des disharmonies de croissance analysées précédemment, l'ombilic est plus étroit, la section moins comprimée et l'ornementation moins dense que dans les grands exemplaires.

La comparaison des holotypes des deux espèces *kreutzi* et *richei* avec notre échantillon, par la méthode du profil statistique (voir Tintant, 1963, p. 43), confirme l'absence de différences significatives (fig. 7). Seul le nombre de côtes chez *S. kreutzi*, et le rapport E/H chez *S. richei*, atteignent tout juste le seuil de signification de 5 %, mais restent loin du seuil de 1 %.

Il semblerait donc que toutes ces formes microconques pourraient être regroupées en une seule espèce biologique. Mais l'étude des formes macroconques va venir contredire cette impression.

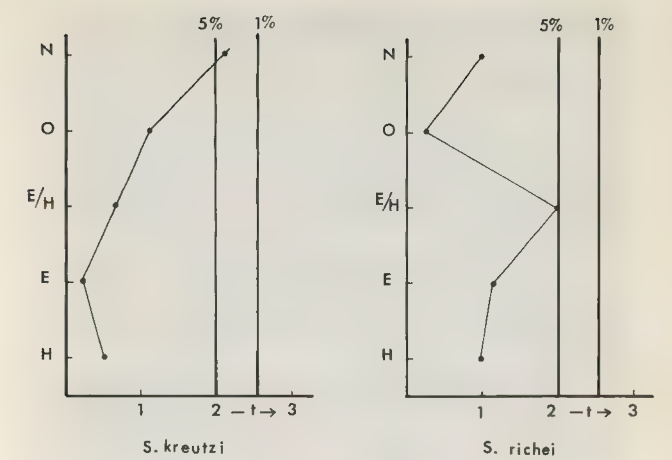


Fig. 7 : Profil statistique des holotypes de *Subdiscosphinctes kreutzi* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz) par rapport à l'échantillon de *S. divionensis* sp. nov.

La mise en évidence des formes macroconques de *Subdiscosphinctes* est le résultat des travaux récents de W. Brochwicz-Lewinski (1972, 1975) et de L. Malinowska (1972) sur l'excellent matériel provenant de l'Oxfordien du Jura de Czestochowa. Ces formes ne sont jusqu'ici connues que pour un très petit nombre d'espèces, parmi lesquelles figurent heureusement celles dont il vient d'être question. Je remercie Mme L. Malinowska et M. W. Brochwicz-Lewinski qui, lors d'un récent voyage en Pologne, m'ont permis d'examiner leur intéressant matériel.

La forme macroconque de *S. kreutzi* (Brochwicz-Lewinski, 1972, p. 478, tabl. 1, pl. I-IV) présente une évolution générale des des dimensions et de l'ornementation assez semblable à celle de notre espèce : taille maximale comparable, bien qu'un peu plus faible (300 mm contre 375 mm) ; élargissement progressif de l'ombilic, renforcement et écartement des côtes primaires, augmentation du nombre des côtes primaires, augmentation du nombre des côtes secondaires, puis disparition de celles-ci sur la loge d'habitation. Mais il existe à côté de ces ressemblances des différences notables : d'une part, dans le stade polyfurqué, les côtes secondaires sont beaucoup plus nombreuses et l'indice de division atteint 8, alors que dans l'espèce bourguignonne il ne dépasse pas 4 ; d'autre part, sur la loge d'habitation, après la disparition des secondaires, les côtes primaires se réduisent à des nodosités plus espa-

cées,localisées dans la moitié inférieure des flancs,dont la partie supérieure est lisse. Malgré la similitude des microconques, il est donc impossible d'identifier notre forme à l'espèce polonaise.

Dans le même travail, Brochwicz-Lewinski décrit un autre macroconque qu'il identifie à *S. richei* (de Riaz) (id., p. 482, pl. 6-1) et qui, malgré une taille plus faible (D = 186 mm) se rapproche assez de certains de nos exemplaires. Cependant, il ne montre pas sur sa loge d'habitation les côtes primaires en bourrelets caractéristiques de notre forme. Cette absence pourrait être due à une croissance incomplète d'une coquille non encore adulte. Mais, comparée à nos exemplaires au même stade, cette forme montre un ombilic plus étroit, une section beaucoup plus épaisse (strongly inflatted), et des côtes internes demeurant beaucoup plus longtemps fines et serrées. En outre, l'indice de division semble nettement plus élevé.

Subdiscosphinctes borealis Malinowska (1972, p. 219, pl. XXV, fig. 1-2, t.f. 25, 26), de l'Oxfordien moyen de Zawodie (Pologne), est dépourvue, comme toutes les formes polonaises de ce groupe, du stade final à côtes simples si caractéristique de la loge d'habitation des formes bourguignonnes. En outre, il présente une section beaucoup plus épaisse (E/H = 0,91) jusqu'à l'ouverture, et des côtes plus fines et beaucoup plus serrées sur le dernier tour. Enfin, la division des côtes serait en partie du type dischizotome.

Une autre forme proche de l'espèce décrite ici est le grand exemplaire figuré par P. Dorn (1930, p. 144, pl. VII, fig. 2 seule) sous le nom de *Perisphinctes lucingensis* (Favre). On y retrouve sur le tour externe le même mode de polyfurcation palmée, mais les côtes semblent moins denses dans les tours internes, et la section est nettement plus épaisse. L'exemplaire est trop incomplet pour une détermination certaine.

Perisphinctes cracoviensis Siemiradzki (1891, p. 48, pl. III, fig. 1-4) montre, comme nos jeunes macroconques au même stade (D = 160 mm), une diminution de la densité des côtes primaires, et l'apparition d'un mode de trifurcation analogue. Il s'agit donc sans doute, contrairement à l'opinion de Brochwicz-Lewinski, d'un macroconque incomplet. En effet, chez tous les microconques de ce groupe, le nombre des côtes primaires s'accroît jusqu'à l'ouverture et la division reste dichotome. L'absence de renseignements sur l'adulte macroconque ne permet pas de situer avec précision cette espèce.

Sous le nom de *Subdiscosphinctes (Aureimontanites) carioui* Brochwicz-Lewinski décrit et figure (1975, p. 92, pl. XXIII, fig. 1-2) le macroconque d'une autre espèce du même groupe, à tours internes plus évolutes, à costulation moins dense et à loge marquée par une dégénérescence de l'ornementation, sans apparition de bourrelets. Cette forme s'écarte notablement des précédentes.

On doit enfin placer dans ce groupe des *Subdiscosphinctes* macroconques le *Perisphinctes castroi* Choffat (1893, p. 43, pl. X, fig. 4-6 (= *P. lusitanicus* Siemiradzki, 1899, p. 277), dont les tours internes montrent un ombilic très étroit (o = 31 %) et une costulation assez dense (70 côtes par tour à 104 mm de diamètre) et simplement bifurquée, alors que sur le fragment de tour externe conservé, on observe une division polyfurquée donnant des faisceaux de côtes secondaires nombreuses et fines, avec un indice de division dépassant 5.

Mais ici, les côtes primaires sont très courtes et le point de division est situé nettement en-dessous du milieu du flanc. Cette espèce est en outre beaucoup plus récente que les précédentes, puisqu'elle provient des couches 12 de Cabanas da Torres (massif du Montejunto, Portugal), qui correspondent au sommet de la zone à Bimammatum. Par sa position et son ornementation, cette espèce, malheureusement incomplètement connue, pourrait indiquer un passage vers les vrais *Lithacoceras*.

En résumé, si les microconques de *S. kreutzi*, *S. richei* et de la présente espèce sont très proches et semblent passer des uns aux autres de façon continue, il n'en va pas de même pour les macroconques correspondants qui montrent des différences fort importantes, justifiant pleinement une séparation spécifique fort discutable chez les jeunes. Cette situation s'explique facilement par le fait que les caractères spécifiques de ces espèces n'apparaissent qu'assez tard au cours du développement ontogénique, suivant le processus que les embryologistes qualifient de variation adulte (Delsol et Tintant, 1971). Chez les microconques, qui peuvent être considérés comme des individus néoténiques, la maturité sexuelle entraînant l'arrêt de la croissance se produit avant l'apparition des caractères permettant la détermination des espèces. Ce phénomène rend extrêmement difficile, voire impossible, une définition valable des taxons connus seulement à l'état de microconques. Dans les groupes où interviennent d'importantes modifications morphologiques au cours du développement individuel, il serait prudent de s'abstenir de créer des espèces nouvelles à partir de microconques ou de nucleus. Une espèce ne saurait être considérée comme bien définie que lorsque tous les stades de son développement sont connus et décrits.

Aucune espèce identique à notre échantillon n'ayant été figurée à ma connaissance, j'ai été obligé de proposer pour cette forme bourguignonne un nom nouveau.

Une réserve est pourtant nécessaire. Le macroconque attribué par Brochwicz-Lewinski à *S. richei* est basé entièrement sur son matériel polonais. Or, l'identité de cette forme avec l'espèce de Trept, connue seulement par des microconques de petite taille, reste problématique, en raison de ce qui vient d'être dit quant à la valeur taxonomique des microconques. Il n'est pas exclu qu'un jour la découverte à Trept de macroconques indiscutables de *S. richei* amène à modifier l'interprétation proposée par le paléontologiste polonais. Il me semble préférable, jusqu'à preuve du contraire, de me rallier à celle-ci, ce qui entraîne la création d'un nouveau taxon pour la forme bourguignonne.

Distribution de l'espèce et variations stratigraphiques ou géographiques. L'espèce *Subdiscosphinctes divionensis*, telle qu'elle vient d'être définie, est fréquente dans la région dijonnaise, où elle semble strictement localisée dans le niveau à *Larcheria larcheri*, correspondant à la formation des Calcaires à fossiles silicifiés.

En marge de l'échantillon décrit ci-dessous se place un bel exemplaire adulte (pl. VII, fig. 1a, 6) venant des Calcaires à fossiles silicifiés de Gemeaux (au Nord de Dijon), dont le dernier tour est bien conservé tandis que les tours internes sont partiellement visibles sur le moule externe. Ces derniers montrent une ornementation assez fine, bifurquée vers le 1/3 externe de la hauteur du tour, peu différente de celle des variants à costulation forte de *S. divionensis*. Cependant l'ombilic paraît un peu plus large. La trifurcation des côtes apparaît vers le diamètre de 120 mm et persiste jusqu'au début de la loge d'habitation qui porte sim-

plement de très forts bourrelets annulaires traversant la région ventrale. Cette forme diffère nettement de *S. divionensis* par ses côtes plus robustes, ses secondaires moins nombreuses et plus fortes (l'indice de division ne dépasse jamais 3) et par la section plus épaisse de la loge d'habitation. Sur ce seul exemplaire, un certain nombre de côtes primaires restent bifurquées. Mais même celles-ci montrent à leur sommet l'élargissement caractéristique du groupe. Il est impossible de dire s'il s'agit d'un variant extrême de l'espèce dijonnaise, ou d'une autre espèce.

Dans le niveau sous-jacent des Calcaires à Pholadomya lineata, on trouve une forme affine mais nettement différente dont je ne possède que deux exemplaires incomplets. L'ombilic est nettement plus étroit (tableau 3), la section plus épaisse, la costulation plus forte et plus espacée. Le plus grand exemplaire (pl. VI, fig. 2 a, b) présente un fragment de tour externe correspondant à un diamètre de 160 mm environ, qui montre une costulation trifurquée avec la disposition palmée caractéristique du groupe. A ce stade l'ombilic reste très étroit (32 %). Il s'agit certainement d'une forme différente de celle des Calcaires à fossiles silicifiés, encore que du même groupe. En attendant la découverte de matériel plus complet, je la laisse en nomenclature ouverte (*Subdiscosphinctes* sp.nov.A).

N°	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
T.101	155						51	32			5
	126	47	37	37	29	0,79	40	32	48		2
	95	38	40	30	32	0,79	29	30,5	46		
T.102	124	46	37	36	30	0,80	40	32	44	92	2
	90	36	40	29	32	0,80	28	31			1,8
T.150	370	102	27,5	74	20	0,73	195	53	22		
	305	92	27	65	21	0,79	165	53	28	66	2
	225	67	30	52	24	0,78	110	49			2,5
	195						85	44	34		2,2
	125						58	42	42		2
	90						36	40	46		2
CH.	225	60	25,5	50	22	0,83	112	50	22		3,6
	100	38	38	32	32	0,84	37	37	40		2,2
	78	30	39	27	33	0,90	25	32	42		
	45						15	33	32		

Tableau 3 - Dimensions des exemplaires rapprochés de *Subdiscosphinctes divionensis*. Mêmes notations qu'au tableau 1.
Provenance :
Subdiscosphinctes sp. nov. A - Calcaires à *Pholadomya lineata*.
T. 101 - Buttes-Chaumont. T. 102 - Talant.
Subdiscosphinctes aff. *divionensis*. Calcaires à fossiles silicifiés. T. 150 - Gemeaux (Côte d'Or).
Subdiscosphinctes aff. *divionensis*. CH - Charconnay (Deux-Sèvres) près du pont de la Nat. 11 sur le canal de la Guirande. Niveau à Schilli.

Les tours internes de cette forme ressemblent étonnament à ceux de *S. castroi* (Choffat), auquel je les avais jadis rapportés (Tintant, 1958, 1961), mais l'ornementation des tours externes est très différente dans ces deux formes, dont les âges sont assez éloignés.

Hors de la Côte d'Or, des formes macroconques très semblables, sinon identiques à *S. divionensis* ont été récoltés dans l'Oxfordien des environs de Nevers (Nièvre), au Pont-Saint-Ours, toujours associées à *Larcheria larcheri*.

Enfin E. Cariou m'a communiqué un exemplaire provenant de la zone à Schilli de Charconnay (Deux-Sèvres), qui paraît proche de notre espèce (pl. VIII, fig. 1). C'est un macroconque sans doute immature, montrant au diamètre de 225 mm une loge d'habitation longue d'un demi-tour. Sa ligne de suture est assez bien visible. Il diffère légèrement de nos exemplaires, non seulement par l'absence du stade final à côtes primaires en forme de bourrelets, mais aussi par sa section nettement plus épaisse à tous les stades, et par ses côtes plus espacées sur le dernier tour. Bien qu'appartenant sans aucun doute au même groupe, son identité spécifique avec *S. divionensis* ne peut être affirmée.

Attribution générique :

Ce groupe d'Ammonites, connu surtout par ses microconques, a été séparé de *Perisphinctes* par Dacqué (1914, p. 10), qui créa pour lui le genre *Discosphinctes*, dont l'espèce-type, désignée par Spath (1931, p. 445) est *Perisphinctes arussiorum* Dacqué (1905, p. 145, pl. XVII, fig.4). Ce genre est caractérisé par un ombilic étroit, une section comprimée et élevée, une ornementation faite de côtes fines et serrées, bifurquées assez bas, vers le milieu ou le 1/3 supérieur des flancs.

Arkell (1937, p.XLVIII) discute longuement ce genre qu'il conserve comme sous-genre de *Perisphinctes* et place dans la famille des Perisphinctinés, en insistant sur ses rapports étroits avec *Dichotomosphinctes*. La plupart des auteurs récents, au contraire, à la suite de Schindewolf (1925, p. 329) le rattachent au genre kimméridgien *Lithacoceras* Hyatt, et donc à la sous-famille des Ataxioceratinés. Ce point de vue est notamment adopté par O. Geyer (1961) et par R. Enay (1966), qui considèrent *Discosphinctes* comme un sous-genre de *Lithacoceras*.

En 1972, Brochwicz-Lewinski laisse les formes isocostées dans *Lithacoceras* s. st. et restreint le sous-genre *Discosphinctes* aux formes variocostées comme l'espèce-type et *D. cracoviensis*.

La même année, L. Malinowska (1972) dans une importante révision des Peri sphinctidés de l'Oxfordien moyen de Pologne, décrit un certain nombre de grands macroconques de Périsphinctidés à tours internes involutes et finement costulés, et propose pour eux le nouveau sous-genre *Subdiscosphinctes* (espèce-type : *S. kreutzi* Siemiradzki, interprété d'ailleurs de façon assez différente de celle proposée par Brochwicz-Lewinski, qu'elle laisse dans le genre *Lithacoceras*). Elle justifie cette création par l'allure des tours externes, ainsi que par l'involution plus faible des formes de ce groupe par rapport à *D. arussiorum*.

Enfin, dans un travail tout récent, reçu alors que la rédaction de cette note était presque terminée, Brochwicz-Lewinski (1975) modifie totalement sa position. Il accepte le genre *Subdiscosphinctes* Malinowska, qu'il subdivise en deux sous-genres : *Subdiscosphinctes* s. st. pour les

microconques, et *Aureimontanites* nov. subgen. (espèce-type : *Subdiscosphinctes borealis* Malinowska, 1972, p. 219, pl. 25-26) pour les macroconques.

Il est certain que le groupe d'espèces habituellement placées dans *Discosphinctes* constitue une unité naturelle qui joue un rôle important dans l'Oxfordien moyen et supérieur, et qui mérite d'être considérée comme un genre autonome. Il est regrettable que Spath ait choisi comme type de ce genre *P. arussiorum*, espèce mal connue et de niveau stratigraphique imprécis. La présence de côtes trifurquées, apparaissant dans la forme somalienne dès le diamètre de 100 mm, est rare chez les formes européennes, mais elle pourrait s'expliquer en admettant que le type, dont le diamètre avoisine 150 mm, correspond aux tours internes d'une forme macroconque. Cependant, si on y regarde de plus près, on constate une différence importante dans le mode de trifurcation (fig. 8).

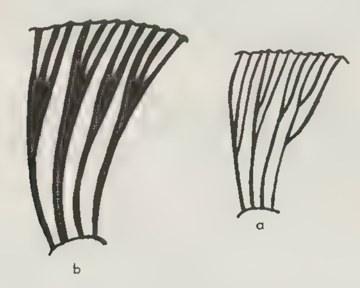


Fig. 8 : Type de division des côtes chez *Discosphinctes arussiorum* Dacqué (8a) et *Subdiscosphinctes divionensis* nov. sp. (8b).

Chez les formes européennes, la trifurcation apparaît par le jeu d'intercalaires d'abord libres, puis se réunissant aux côtes secondaires en donnant un faisceau monoschizotome tripartite, puis quadripartite. Ces côtes externes viennent se fondre, au même niveau, dans le sommet élargi de la côte interne, réalisant le dispositif que j'ai qualifié de palmé, très caractéristique du groupe (fig. 8b). Dans l'espèce africaine, au contraire, l'intercalaire vient se réunir à la côte interne bien en-dessous des deux secondaires initiales, réalisant une polyschizotomie virgatiforme (fig. 8a). Rarissime chez les Périsphinctinés oxfordiens, ce dispositif rappelle beaucoup plus ce qu'on observe chez les Ataxioceratinés kimméridgiens.

Cette observation me semble justifier la position adoptée par Malinowska et Brochwicz-Lewinski, d'autant plus que *S. kreutzi*, espèce-type du nouveau genre *Subdiscosphinctes*, a l'avantage d'être maintenant bien connu, tant sous sa forme microconque que sous sa forme macroconque.

Il est évident que ce genre doit être compris de façon assez large pour inclure, non seulement les formes microconques, mais aussi et surtout les macroconques. D'une part, en effet, les exemples étudiés ci-dessus montrent que seules ces dernières permettent une définition précise et complète des espèces, alors que les microconques sont souvent indéterminables spécifiquement. D'autre part, il est biologiquement absurde d'attribuer à deux genres ou sous-genres distincts, des formes considérées comme deux morphes, sexuels ou non, d'une même espèce.

C'est pourquoi je m'écarte ici de la solution proposée par Brochwicz-Lewinski dans son dernier travail, me refusant à utiliser son nouveau sous-genre *Aureimontanites* pour les macroconques de *Subdiscosphinctes*. Comment en effet placer dans deux sous-genres différents les deux formes de *S. kreutzi*, dont cet auteur nous montre si clairement qu'elles appartiennent à une seule et même espèce. Dans ce cas, il faudrait d'ailleurs créer un nouveau nom spécifique pour la forme macroconque, puisque les règles de nomenclature interdisent d'étendre le même nom à deux sous-genres distincts. Cette solution, pourtant souvent préconisée par les Ammonitologues à la suite de Callomon (1963), est biologiquement inacceptable, car elle méconnaît profondément la nature des taxons fondamentaux que sont le genre et l'espèce, et les bases même de la classification (Tintant, 1976).

L'argument mis en avant par le paléontologiste polonais pour justifier sa position, à savoir que "le matériel disponible apparaît insuffisant pour une identification certaine des paires dimorphes" ne peut être retenu . Elle est contredite par les travaux même de l'auteur, qui montrent que, dans le cas d'un matériel suffisant, une analyse précise rend cette identification possible et permet une définition de genres assez large pour y inclure les deux morphotypes. Dans les cas fréquents où subsiste une indétermination, les deux formes pourront être décrites indépendamment au sein de ces genres. Il semble dans ce cas souhaitable que la forme microconque reste en nomenclature ouverte, en raison des incertitudes qui demeurent quant aux caractères définitifs de l'adulte.

Attribution familiale.

Arkell (1937) avait déjà souligné les rapports étroits de la forme microconque de *Subdiscosphinctes* avec le genre *Dichotomosphinctes* et notamment avec les espèces à côtes fines du groupe de *D. wartae* (Buk.). Les formes macroconques décrites par Brochwicz-Lewinski, Malinowska et dans ce travail montrent, pour leur part, une grande similitude avec certains "sous-genres" macroconques des Perisphinctinés, et notamment avec *Arisphinctes* : leur loge d'habitation présente en effet la même dégénérescence de l'ornementation, avec disparition des côtes externes et transformation des côtes internes en forts bourrelets espacés ; ils s'en distinguent cependant par leurs tours internes plus involutes avec des côtes beaucoup plus fines et plus nombreuses, ainsi que par la disposition palmée des côtes du stade médian.

Ces ressemblances morphologiques, ainsi que la distribution stratigraphique du genre (Oxfordien moyen - supérieur), confirment son appartenance à la sous-famille des Périsphinctinés. Les ressemblances avec les *Lithacoceras* du Kimméridgien seraient donc le résultat d'une simple homéomorphie. Il n'est cependant pas exclu que certains lithacoceratidés dérivent des *Subdiscosphinctes* par l'intermédiaire de formes comme *S. castroi* (Chof.).

Il convient également de replacer dans les Périsphinctinés le genre *Larcheria* (Tintant, 1961) dont le microconque n'est pas connu avec certitude mais dont les tours internes sont difficilement distinguables de ceux de certains *Subdiscosphinctes* alors que l'adulte macroconque présente une morphologie bien différente. Ce genre, très localisé dans le sommet de l'Oxfordien moyen, n'a certainement aucun rapport direct avec *Lithacoceras*.

Les rapports exacts entre les nombreux genres ou sous-genres morphologiques tant microconques que macroconques, distingués dans les Périsphinctinés oxfordiens, sont encore loin d'être élucidés. La clarification nécessaire de leur systématique si embrouillée passe par la reconnaissance d'espèces biologique naturelles, étudiées quantitativement à partir de séries nombreuses et stratigraphiquement bien calées. Ce n'est que lorsque de telles espèces seront décrites, avec tous les stades de leur développement individuel, que le problème du dimorphisme sera susceptible de trouver une solution scientifique.

Seules de telles espèces permettront de bien comprendre l'histoire évolutive des lignées, et autoriseront leur regroupement en genres et en familles basées sur des rapports réels de parenté et non pas sur de simples ressemblances morphologiques.

Références bibliographiques

ARKELL W.J., 1937 - A monograph on the Ammonites of the english Corallian beds. Part.III, *Palaeont.Soc., London, 105* (1936), p.XLVIII - LIV, 43-67, pl.E, F, XI - XIII.

BROCHWICZ-LEWINSKI W., 1972 - Middle Oxfordian representatives of the genera *Lithacoceras* Hyatt, 1900, and *Liosphinctes* Buckman, 1925, from the Polish Jura Chain. *Acta Geol.Pol., 22* (3), p.473-497, 15 pl.

BROCHWICZ-LEWINSKI W., 1975 - On the Oxfordian genus *Subdiscosphinctes* Malinowska 1972, and subgenus *Aureimontanites* nov. (Perisphinctidae, Ammonoidae). *Acta Palaeont. Pol., 20* (1), p.87-96, pl.XXI-XXIII.

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. Leicester lit.phil.Soc., 57*, p.21-56.

CHOFFAT P., 1893 - Description de la faune jurassique du Portugal - Classe des Céphalopodes. 1ère série. Ammonites du Lusitanien de la contrée de Torres Vedras. *Mém. Dir. Trav. Geol. Portugal*, 82 p., 19 pl.

DACQUE E., 1905 - Beiträge zur Geologie des Somalilands. Pt. II : Oberer Jura . *Beit. z. Pal. und Geol. Oester. Ung., 17*, p.119-160, pl. XIV-XVIII.

DACQUE E., 1910 - Dogger und Malm aus Ostafrica. *Beit. z. Geol. und Pal. Oester. Ung., 23*, p.1-62, pl.I-VI.

DELSOL M. et TINTANT H., 1971 - Discussions autour d'un vieux problème : les relations entre embryologie et évolution. *Revue Quest. Scient., 142* (5e série), t.32, p.85-101.

DORN P., 1930 - Die Ammoniten-Fauna des untersten Malm der Frankenalb. I. Die Perisphincten. *Palaeontographica*, Abt. A, *73*, p.107-172, pl.XV-XXX.

ENAY R., 1966 - L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français - Etude stratigraphique. 2e partie : Contribution à la connaissance des Périsphinctidés. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon., 8* (2), 624 p., 39 pl.

IMBRIE J., 1956 - Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 108* (2), p.211-252, 10 fig.

GEYER O.F., 1961 - Monographie der Perisphinctidae des Unterenkimmeridgium (Weisser Jura, Badenerschichten) in Süddeutschen Jura.*Palaeontographica*, Abt. A ; *117*, p.1-157, pl.1-22.

KLEBELSBERG R., von, 1912 - Die Perisphincten der Krakauer Unteroxfordien. Ein Beitrag zur Systematik der Oxford-Perisphincten. *Beit. z. Pal. und Geol. Gester. Ung.*, *25*, (2-3), p. 151-222, pl.XVIII.

MALINOWSKA L., 1972 - The middle Oxfordian Perisphinctidae of Zawodzie near Czestochowa (Poland). *Acta Palaeont. Pol.*, *17*, (2), p.167-242, pl.I - XXX.

PALFRAMAN D.F., 1966 - Variation and ontogeny of some Oxfordian Ammonites *Taramelliceras richei* (de Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel) from Woodham, Buckinghamshire, *Palaeontology*, *9* (2), p.290-311, pl.48-52.

PALFRAMAN D.F. , 1967 - Variation and ontogeny of some Oxford Clas Ammonites : *Distichoceras bipartitum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orb.) from England, *Palaeontology*, *10* (1), p.60-94, pl.10-13.

RIAZ A., de, 1898 - Description des Àmmonites des couches à *Peltoceras transversarium* (Oxfordien supérieur) de Trept (Isère). *Masson édit. Paris*, 69 p., 19 pl.

SCHINDEWOLF O.H., 1925 - Entwurf einer Systematik der Perisphincten. *Neues Jahrb. Geol. Palaeont.*, B.Bd.LII, abt.B, p.309-340, 4 fig.

SIEMIRADZKI J., von, 1891 - Fauna kopalna warstw Oxfordkich i Kimmeridkich okregu Krakowskim i przylegluch czesciach Krolestwa Polskiego. *Akad. Umie. Krakow.*, *18*, p.1-92, pl.I-V.

SIEMIRADZKI J., von, 1899 - Monographische Beschreibung der Ammonitengattun Perisphinctes. *Palaeontographica Abt.A*, *45*, p.69-352, pl.XX-XXVII.

SPATH F.L., 1927-1933 - Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kaach (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India. Paleont. Indica*, N.S. IX, 2, part.I-VI, 945 p., 130 pl.

TINTANT H., 1958 - Sur la Stratigraphie de l'Oxfordien supérieur aux environs de Dijon (Côte d'Or). *C.R. Ac. Sci. Paris*, *246*, p.2404-2507.

TINTANT H., 1961 - Etude sur les Ammonites de l'Oxfordien supérieur de Bourgogne. I. Les genres *Platysphinctes* nov. et *Larcheria* nov., *Bull. Scient. de Bourgogne*, *19*, p.109-145, pl.I-II.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. *Public. Univ. Dijon*, *29*, 500 p., 58 pl.

TINTANT H., 1976 - Le polymorphisme intraspécifique en Paléontologie. *Haliotis*.

TINTANT H. et P. FEUILEE, 1973 - Stratigraphie et sédimentologie du Jurassique en Côte d'Or. *Inst. Sciences Terre Dijon*, 66 p., (ronéo).

Légende des planches

Planche I - *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : grand microconque adulte. Talant, T.103. x 1.
1a : vue latérale. 1b : face opposée, montrant l'ouverture et l'apophyse latérale.

Fig.2 : microconque, à un stade plus jeune. Carrière des Buttes-Chaumont (Plombières-les-Dijon), T.130. x 1.

Fig.3 : nucleus, montrant l'ombilic très étroit. Corcelles-les-Monts, T.106. x 1.

Planche II : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : macroconque incomplet, montrant les tours internes et l'apparition de l'ornementation trifurquée. Buttes-Chaumont. T.111. x 1.

Fig.2 : microconque avec début de la loge d'habitation, très proche des tours internes du précédent. Buttes-Chaumont. T.104. x 1.

Planche III : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : grand microconque adulte, avec l'ouverture. Corcelles-les-Monts, T.112. x 1.

Fig.2 : grand macroconque adulte, montrant le stade final à côtes en bourrelets et l'ouverture simple. Vergy (L'Etang-Vergy). E.V.4. x 0,5.

Planche IV : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : *Holotype*. Grand macroconque adulte, montrant tous les stades de l'ontogenèse. Le stade final, à côtes simples, incomplet sur cette face, est bien visible sur l'autre. Vergy (L'Etang Vergy). E.V.2. x 0,5.

Fig.2 : Exemplaire macroconque immature, montrant les tours internes à ornementation fine et la loge d'habitation longue d'un demi-tour, ornée de côtes plus fortes que la moyenne. Corcelles-les-Monts, T.113. x 0,8.

Planche V : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : exemplaire montrant l'apparition du stade à côtes trifurquées (L'Etang Vergy). E.V.1.
1a : vue latérale, x 1 ; 1b : vue ventrale, x 0,75.

Planche VI : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

Fig.1 : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.
Vue partielle d'un exemplaire complet, montrant la division monoschizotome palmée des côtes. Route de Chaux au Meuzin. T.121. x 0,5.

Fig.2 : *Subdiscosphinctes* sp.nov.A.
Niveau à *Pholadomya lineata*, les Buttes Chaumont. T.101. x 1.
2a : face montrant le stade à côte bifurquées.
2b : fragment de la face opposée montrant l'apparition de la trifurcation.

Planche VII : *Subdiscosphinctes* aff. *divionensis* sp.nov.

Fig.1 : grand macroconque adulte, à côtes plus fortes et indice de division moins élevé que le type. Gemeaux. T.150.
1a : vue latérale. x 0,50
1b : vue ventrale. x 0,40.

Planche VIII :

Fig.1 : *Subdiscosphinctes* aff. *divionensis* sp.nov.
Forme différant du type par ses côtes plus fortes et plus espacées sur la loge d'habitation, ainsi que par une section plus épaisse.
Charconnay (Deux-Sèvres). Canal de la Guirande, pont sous la R.N.11. Horizon à Dchilli. Coll. Institut Géologie Poitiers. x 0,75.

Fig.2 : *Subdiscosphinctes divionensis* n.sp.
macroconque, dépourvu du stade final. Corcelles-les-Monts. T.120. x 0,50.

Sauf indication contraire, tous les exemplaires figurés proviennent des Calcaires à fossiles silicifiés des environs de Dijon (Côte d'Or) et sont déposés dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon.

Clichés A.Godon (Institut des Sciences de la Terre, Dijon).



Planche 1



Planche II



Planche III



Planche IV

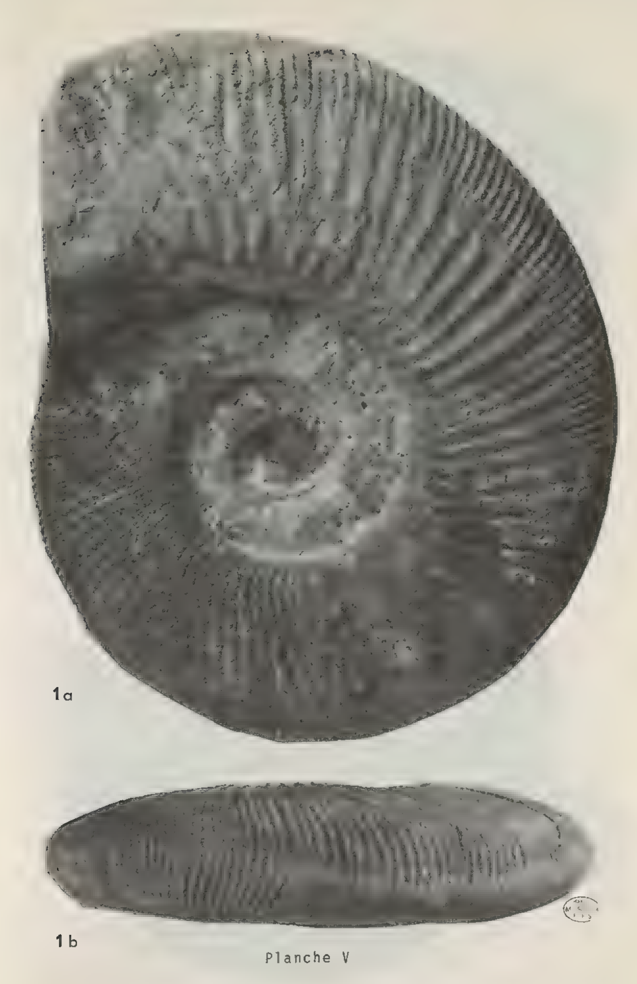


Planche V



Planche VI



Planche VII



Planche VIII

SOMMAIRE

Page



Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p.179-184

POLYMORPHISME OU VARIABILITE ADULTE CHEZ UN EODEROCERATIDE : "*METADEROCERAS*"? *BEIRENSE*

par René Mouterde *

RESUME

Cette note a simplement pour but de signaler la variabilité de l'ornementation observée sur quelques loges de l'espèce *Metadero-ceras*? *beirense* Mout. décrite récemment. A côté de formes portant des tubercules forts et espacés, on rencontre des formes à tubercules nombreux plus faibles ou même des formes simplement costées.

Cette tendance à présenter des formes costées se manifeste à plusieurs moments de l'histoire des Eodérocératidés.

POLYMORPHISM OR ADULT VARIABILITY IN EODEROCERATID

"Metaderoceras"? beirense

SUMMARY

The species *Metaderoceras beirense* Mout. show a great variability in the ornment of the body chamber : strong and distant tubercles - closer and slighter tubercles - development of a costed terminal stage. On the other hand, all the phragmocones are very similar. Would it be an "adult variation" ?

En étudiant (Mouterde, 1970) *Metaderoceras? beirense*, j'avais déjà noté l'ornementation très variable de la loge, mais il est bon de préciser ici cette variabilité et de chercher comment l'interpréter.

Il faut d'abord souligner que l'espèce, bien connue par 50 individus et de nombreux fragments, présente des caractères très constants sur son phragmocône, hauteur des tours 24 à 27 % (un peu plus variable chez les jeunes), épaisseur de 23 à 25 % (un peu plus forte chez les jeunes), ombilic 48 à 56 %.

Tous ces exemplaires proviennent de la même couche et en partie du même banc d'un Carixien moyen épais (30 m), soit sensiblement

* Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, 25 rue du Plat, LYON et LA n° 11 C.N.R.S., LYON.

le milieu de la zone à Ibex. Les conditions de récolte du matériel dans une falaise inclinée et soumise à des glissements de terrains laissent une légère indétermination sur la position d'une partie des exemplaires les plus complets.

Malheureusement, le nombre d'exemplaires ayant conservé une partie notable de la loge, n'est que d'une dizaine, ce qui limite la portée de cette note. On peut les grouper en trois types.

1. La moitié des exemplaires garde sur la loge les caractères observés sur le phragmocône : section quadrangulaire ou trapézoïdale avec côté externe plus large au moins au niveau des côtes ; celles-ci, assez larges, s'élèvent progressivement de l'ombilic au bord externe où elles portent une forte épine, dirigée obliquement, de 2 à 3 mm de diamètre et de 10 à 12 mm de longueur. Les flancs et le bord externe sont en outre ornés de faibles côtes ou stries parallèles, qui donnent parfois l'impression de fibulation. Côtes et tubercules sont peu nombreux, 8 à 11 sur le premier demi-tour de la loge, soit un peu plus que sur le phragmocône où l'on note, par demi-tour, 6 côtes chez le jeune et environ 7 côtes jusqu'à 55-60 mm de diamètre.

Appartiennent à ce premier groupe le type de l'espèce (R. Mouterde, 1970, pl. II, fig. 2 a, b, c) et les exemplaires suivants :

- R.M. 18, forme peu épaisse (22 % à 100 mm) qui porte 10 tubercules forts et espacés sur un demi-tour de loge ;
- R.M. 33, qui a seulement 8 tubercules très forts avec légères côtes intercalaires (figuré ici pl. I, fig. 1) ;
- R.M. 34, qui porte 9 tubercules très forts ;
- R.M. 54, qui montre un léger resserrement des côtes et des tubercules (n/2 = 11) (figuré ici pl. I, fig. 2).

Tous ces exemplaires proviennent du gisement de Sao Pedro de Muel à l'exception de R.M. 54 qui vient de Quiaios.

2. Certaines formes gardent les mêmes caractéristiques géométriques de spire et notamment la section quadrangulaire ou trapézoïdale, mais se signalent par un nombre de tubercules plus élevé au niveau de la loge.

L'exemplaire F.C.L. 712 figuré ici (pl. I, fig. 5) montre 14 tubercules nets, mais de diamètre plus réduit, par demi-tour de loge au diamètre de 73 mm.

L'exemplaire de la Faculté des Sciences de Lisbonne (figuré en 1970 pl. III, fig. 1) en comporterait 16 à 18 à 110 mm de diamètre.

Un exemplaire figuré ici pl. I, fig. 3 (F.C.L. 713) illustre bien les variations sur la loge. Il garde une section nettement quadrangulaire épaisse (E = 28 mm, H = 24 à 92 mm de diamètre), sa dernière cloison se situe au-delà de 55 mm de diamètre dans une partie non conservée, ensuite la loge porte, sur 1/3 de tour, 12 côtes de plus en plus faibles avec des tubercules très faibles suivis par une zone de 3 à 4 cm qui est presque lisse, l'ornementaton se réduisant à de fines stries, mais deux tubercules peu développés sont encore visibles au-delà.

3. Enfin, trois exemplaires montrent un effacement assez rapide des tubercules et le développement sur la loge de côtes assez fortes avec des intercalaires plus fines. L'état de conservation des tours internes est assez défectueux, mais ce que l'on en voit, notamment les pointes de forts tubercules espacés, et l'appartenance à la même couche stratigraphique font penser qu'il s'agit bien de la même espèce.

Appartient à ce type l'exemplaire F.C.L. 703 (figuré en 1970 pl. III, fig. 2) qui porte 3 ou 4 forts tubercules au début de la loge dont la section est encore restangulaire. A ce niveau, les côtes principales, larges et peu élevées, alternent avec une ou deux côtes larges et mousses ; ensuite les tubercules disparaissent et font place à quelques côtes simples, tranchantes et inermes. Plus près de la fin de la loge les côtes sont plus espacées et arrondies ; la section des tours est alors presque circulaire.

L'exemplaire F.C.L. 752 (figuré ici pl. I, fig. 4), malheureusement assez écrasé, montre des tubercules très nets mais assez serrés jusqu'au-delà de 70 mm de diamètre, soit sur le premier quart de tour de la loge (n/4 = 6). A 85 mm les tubercules sont à peine indiqués et les dernières côtes sont inermes ; la loge est conservée sur 3/4 de tour.

Un troisième exemplaire (F.C.L. 710), moins bien conservé, porte des tubercules assez serrés et nets jusqu'à 75 mm ; ensuite, ils sont à peine marqués sur un quart de tour.

Ainsi une population assez homogène au niveau de ses phragmocônes, semble présenter sur la loge trois types d'ornementation assez distincts, caractérisés soit par des tubercules espacés et forts, soit par des tubercules serrés et plus faibles, soit par la disparition des tubercules et le développement d'un stade costulé.

Il serait intéressant de savoir si ces observations peuvent s'interpréter comme le résultat d'une divergence adulte.

De toutes façons, il est remarquable que la tendance à présenter un stade costé se manifeste souvent dans la famille des Eodérocératacés. Au Carixien moyen, niveau auquel appartiennent nos exemplaires, c'est-à-dire à la fin de l'histoire des Eodérocératidés, deux espèces mésogéennes le montrent clairement : *Metaderoceras meneghinii* Fucini (Synopsis pl.I,fig.20) et *Metaderoceras atlantis* Dubar(sous presse).

Au Lotharingien inférieur, les *Xipheroceras* l'indiquent déjà alors que les *Microderoceras* gardent une forte bituberculation.

Remarques de systématique

En 1970, lors de sa première description, l'espèce *beirense* avait été placée dans le genre *Metaderoceras* Spath 1925 pour marquer les différences que cette nouvelle espèce présentait avec les *Crucilobiceras* peu épais et nettement bituberculés et avec les *Eoderoceras*, formes de grande taille.

En utilisant le genre *Metaderoceras*, je voulais éviter de créer un taxon nouveau avant une étude plus complète de la famille

des Eodérocéraridés. En fait, "*M.*" *beirense*, aussi bien que "*M.*" *venarense* Oppel, s'écarte notablement du type du genre *Metaderoceras* (*M. muticum* d'Orbigny) par sa section trapézoïdale très épaisse au bord externe et son ornementation forte. Cette rangée unique de tubercules externes, bien marqués dans les premiers stades et persistant souvent jusqu'à la fin de la loge, la rapprocherait plutôt des vrais *Eoderoceras*.

L'attribution au genre "*Metaderoceras*" n'est donc pas considérée comme entièrement satisfaisante mais comme provisoire.

Références bibliographiques

DUBAR G. - Les formations à ammonites du Lias moyen dans le Haut-Atlas de Midelt et du Tadla (à l'impression au Service Géologique du Maroc).

FUCINI A., 1908 - Synopsis delle Ammoniti des Medolo, *Ann. Univ.* Toscane 1907, *28*, 107 p., 3 pl., Pisa.

MOUTERDE R., 1970 - Le Lias moyen de Sao Pedro de Muel, 2ème partie Paléontologie I Cephalopodes, *Comm. Serv. Geol.*, Portugal, *54*, p. 39-74, 8 pl.



Planche I

Légende de la planche I

Fig. 1 : *Metaderoceras beirense* Mouterde, RM 33, loge à tubercules espacés (n/2 = 8) et forts.

Fig. 2 : *Metaderoceras beirense* Mouterde, RM 54, loge à tubercules un peu serrés (n/2 = 11) et forts.

Fig. 3 : *Metaderoceras beirense* Mouterde, FCL 713, loge montrant un resserrement des côtes et tubercules ainsi que leur affaiblissement dans la partie terminale.

Fig. 4 : *Metaderoceras beirense* Mouterde, FCL 752, loge nettement tuberculée prenant ensuite une livrée uniquement costée. Exemplaire partiellement écrasé.

Fig. 5 : *Metaderoceras beirense* Mouterde, FCL 712, loge montrant des tubercules serrés et plus faibles (n/2 = 14).

Tous les exemplaires proviennent du Carixien moyen de Sao Pedro de Muel (Portugal) couche 25i et sont figurés grandeur nature.

La croix indique le début de la loge.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 185 - 218

DIMORPHISME ET POLYMORPHISME CHEZ *PACHYCERAS* BAYLE (*AMMONITINA, STEPHANOCERATACEAE*) DU CALLOVIEN SUPERIEUR (JURASSIQUE MOYEN)

par Noelle Charpy et Jacques Thierry*

RESUME

Les Ammonites rapportées au genre *Pachyceras* Bayle 1878 et récoltées dans la zone à Lamberti (Callovien supérieur, Jurassique moyen) à Villers-sur-Mer (Calvados) peuvent être séparées en quatre groupes morphologiques dimorphes. Ces "morphes" peuvent être associés par "couples" suivant la dénomination désormais classique chez les Ammonites, de "formes macroconques" et de "formes microconques", ces dimorphes peuvent à leur tour se scinder en deux autres groupes séparant nettement un type à "tours minces" et un type à "tours épais". Les conséquences de ce "polymorphisme" conduisent à une grande simplification de la systématique de ce genre. Les espèces devant être conservées *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (macroconque), *P. (P.) lalandeanum* (microconque), *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (macroconque), *P.(P.) jarryi* (microconque) sont décrites. La validité du sous-genre *Pachyerymnoceras* Breistroffer 1947 est discutée.

DIMORPHISM AND POLYMORPHISM IN *Pachyceras* BAYLE (*Ammonitina, Stephanocerataceae*) FROM UPPER CALLOVIAN (MIDDLE JURASSIC)

SUMMARY

The Ammonites of the genus *Pachyceras* Bayle 1878 from the Lamberti zone (Upper Callovian, middle Jurassic) of Villers-sur-Mer could be separated into four morphological groups. These "morphes" could be associated in "pairs" corresponding to the now classical ammonite denominations "microconch" and "macroconch". These dimorphs may still be separated into two other groups based on the character of the thickness of the whorls. The consequences of this polymorphism lead to a great simplification of the systematics of the genus. The species retained in this work *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (macroconch), *P.(P.) Lalandeanum* (microconch), *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (macroconch), *P.(P.) jarryi* (microconch) are described. The validity of *Pachyerymnoceras* Breistroffer 1947 as a subgenus is discussed.

---

* Institut des Sciences de la Terre et Centre de Paléogéographie et Paléobiologie évolutives associé au CNRS, n° 157, 6 boulevard Gabriel 21000 DIJON.

Introduction

Aucun paléontologiste n'oserait actuellement douter de l'existence d'un dimorphisme chez les Ammonites. Mis en évidence dans la deuxième moitié du 19e siècle et accepté par la plupart des chercheurs de cette époque (d'Orbigny 1847, Munier Chalmas 1892, Glangeaud 1897 pour ne citer que les principaux), ce concept fut fortement controversé ou totalement ignoré au début du 20e siècle (Spath 1928, Roman 1938).

Depuis un peu plus d'une dizaine d'années de nombreux travaux, souvent étayés par les méthodes biométriques, ont parfaitement concrétisé l'existence d'un tel dimorphisme : H. Makowski (1962), J.H. Callomon (1963), H. Tintant (1963), G.E.G. Westermann (1964) sont les principaux artisans du renouveau de cette théorie.

Dès lors de nombreux paléontologistes ont cherché à "regrouper par couples" la plupart des ammonoïdés mésozoïques. Les conséquences de ces regroupements sont multiples même si le problème d'attribution du sexe mâle ou femelle à l'un ou l'autre des membres du couple reste (et restera) insoluble. Entre autre la systématique des Ammonites est considérablement simplifiée et la mise en évidence de lignées évolutives parallèles de microconques et de macroconques s'avère très utile en stratigraphie.

Parmi les ammonoïdés jurassiques, la superfamille des Stephanocératacés a déjà fait l'objet de nombreuses études : H. Makowski (1962), à côté d'autres groupes, s'intéresse plus spécialement au genre *Quenstedtoceras (Cardioceratidae)* tandis que H. Tintant et G.E.G. Westermann se préoccupent respectivement de la famille des *Kosmoceratidae* et de la famille des *Otoitidae*. De son côté J.H. Callomon (1963) tente de dresser un tableau le plus complet possible du dimorphisme sexuel chez l'ensemble des Ammonites jurassiques. En ce qui concerne les *Pachyceratidae*, il pense qu'au Callovien moyen le genre *Erymnoceras* Hyatt 1900 qu'il considère comme "la forme macroconque" s'associe parfaitement avec le genre *Rollierites* Jeannet 1951, représentant "la forme microconque"; nous n'aborderons pas ici l'étude de ces deux genres. Au Callovien supérieur, *Pachyceras* Bayle 1878 serait la forme macroconque associée à *Pachyerymnoceras* Breistoffer 1947 forme microconque. Enfin à l'Oxfordien le genre *Tornquistes* Lemoine 1910 serait la forme macroconque, la forme microconque étant encore mal connue. D'un point de vue taxinomique, cet auteur considère les dimorphes comme des espèces différentes appartenant à des sous-genres différents ; cette hypothèse est quelque peu différente de celle de G.E.G. Westermann (1964) ou de D.F.B. Palframan (1969) qui admettent l'identité spécifique (et donc infra générique et générique de tels dimorphes).

Choix du matériel et méthodologie.

Dans son travail sur les Cardioceratidés de Villers, R. Douvillé (1912) avait reconnu, dans le seul horizon libellé H 1-3 des falaises des Vaches Noires, pas moins de 7 espèces rapportées au genre *Pachyceras* ; l'une d'entre elles, *Pachyceras radiatum* Douvillé est d'ailleurs un *Quenstedtoceras* et n'est qu'un variant de l'espèce *Q. (Lamberticeras) lamberti* (Sowerby), (D.Marchand 1969). Ses espèces étaient essentiellement définies par les caractères de l'épaisseur, de l'ornementation et du dessin de la ligne de suture.

Notre choix s'est donc porté sur un lot de 150 individus provenant tous de cet horizon des marnes et argiles du Callovien supérieur (zone à Lamberti) des falaises de Dives et Villers-sur-Mer (Calvados). Nous disposions ainsi d'un échantillon d'effectif important, tiré d'une population sensiblement isochrone regroupant des individus très bien conservés et autorisant une étude biométrique appuyée sur les méthodes statistiques. La fossilisation exceptionnelle du matériel normand a permis de mesurer sept caractères sur la totalité des individus (fig.1).

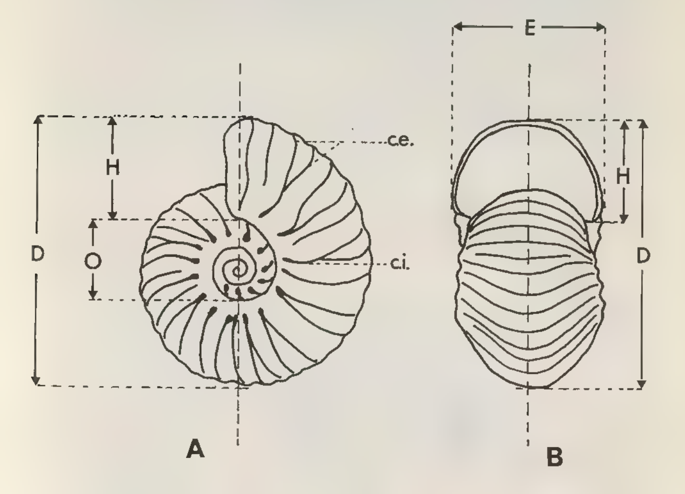


Fig. 1 - Caractères mesurables -
H - hauteur du tour au-dessus de la suture ombilicale ; E - épaisseur du tour entre les côtes ; O - diamètre de l'ombilic ; D - diamètre de la coquille.
Ci - Côtes internes ; Ce - Côtes externes (sur chaque exemplaire on a compté le nombre de côtes par demi-tour soit : N/2 côtes internes, et n/2 côtes externes. L'indice de division i utilisé est le rapport des côtes externes à celui des côtes internes calculé pour les 5 côtes internes précédant le diamètre indiqué).

Trois groupes de méthodes statistiques ont ensuite été utilisés successivement : l'analyse univariée a permis de contrôler et de tester l'homogénéité des variables mesurées et des rapports utilisés ainsi que de calculer les paramètres de position, de dispersion et de forme des histogrammes de fréquence ; l'analyse bivariée a montré l'intensité de la corrélation existant entre les caractères pris deux à deux ; l'analyse multivariée nous a suggéré l'importance relative de chacune des variables mesurées au sein de la variabilité totale de l'échantillon tout en regroupant les individus par affinités morphologiques sous l'influence des 7 caractères agissant tous en même temps.

Analyse morphologique classique

Dès la première approche notre échantillon a montré la juxtaposition de deux types de formes (fig.2). D'une part, correspondant à ce que

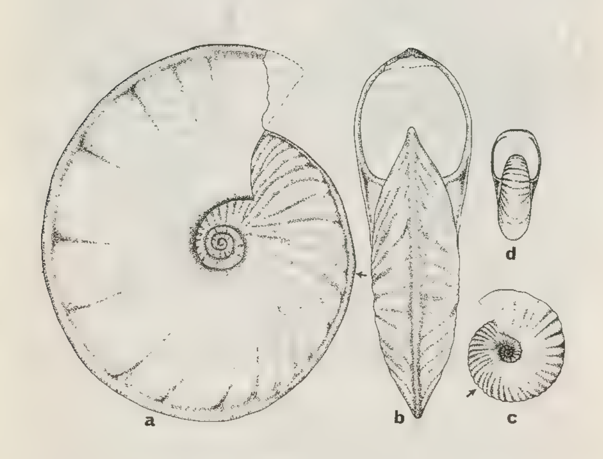


Fig. 2 - Reconstitution de *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque (a-b) d'après l'exemplaire n° 3180 b Collection d'Orbigny M.N.H. Paris et microconque (c-d) d'après l'exemplaire n° J 19560 Collection M.N.H. Bâle.

J.H. Callomon appelle "forme macroconque", nous avons regroupé des individus de grande taille, avec un phragmocône cloisonné jusqu'à 200 ou 210 mm suivi d'une loge d'habitation s'étendant sur 1/2 à 3/4 de tour ; l'individu complet atteint 270 à 300 mm de diamètre. Aucun spécimen de Villers n'était conservé jusqu'à la bouche, mais nous en possédons un magnifique exemplaire provenant de la Sarthe (Coll. d'Orbigny) qui nous a permis d'établir la figure 2 ; le phragmocône montre une ornementation de côtes épaisses et espacées tandis que la loge d'habitation devient peu à peu lisse ; l'ombilic s'ouvre fortement et le tour se resserre (contraction) vers l'ouverture ; en section les tours internes (jusque vers 100 à 140 mm) montrent un aspect subogival assez arrondi sur l'avant-dernier tour et sur la loge d'habitation (de 140 à 250 mm), le bord ventral se pince très nettement donnant un ventre assez aigu, sur le dernier quart de tour (de 250 à 300 mm) la section redevient ronde et la loge se contracte, (ci-dessous fig. 4). D'autre part, correspondant aux "formes microconques" nous avons pu distinguer des individus adultes de plus petite taille environ 100 à 120 mm, cloisonnés jusque vers 70 à 80 mm, possédant une loge d'habitation sur 1/2 à 3/4 de tour et montrant une ornementation de côtes assez fortes, ne s'atténuant que légèrement sur la loge d'habitation au voisinage du bord ombilical mais restant toujours nettement visible sur le bord ventral ; en section (cf. ci-dessous fig. 4) on constate que la forme des tours internes des individus microconques est arrondie à subogivale, identique à celle des individus macroconques au même diamètre.

Analyse statistique

Cette ségrégation en deux groupes morphologiques dont la distinction était essentiellement basée sur la taille et l'ornementation, s'est retrouvée dans les résultats d'une analyse multivariée en composantes principales (fig. 3).

Valeurs propres	3,589	1,696	1,174	0,279
Composantes principales	P1	P2	P3	P4
Diamètre	-0,9655	-0,1844	+0,1081	+0,0320
Hauteur	-0,9237	-0,2438	+0,0898	+0,2047
Epaisseur	-0,9248	+0,0506	+0,0731	+0,1748
Ombilic	-0,8809	+0,1061	+0,1135	-0,4464
Côtes internes	-0,2981	+0,5222	-0,7797	+0,0171
Côtes externes	-0,1576	-0,6455	-0,7259	-0,0435
Indice de division	+0,2204	-0,9485	+0,0371	-0,0604
Pourcentage de la variance totale : poids de la composante	51,12	24,24	17,8	4
Pourcentage cumulé	51,12	73,56	92,13	96,11

Tableau 1 - Résumé des résultats de l'analyse en composantes principales effectuée sur l'échantillon de Villers-sur-Mer (150 individus - 7 variables). Seules les 4 premières variables qui assurent 96,11 % de la variabilité, ont été reportées.

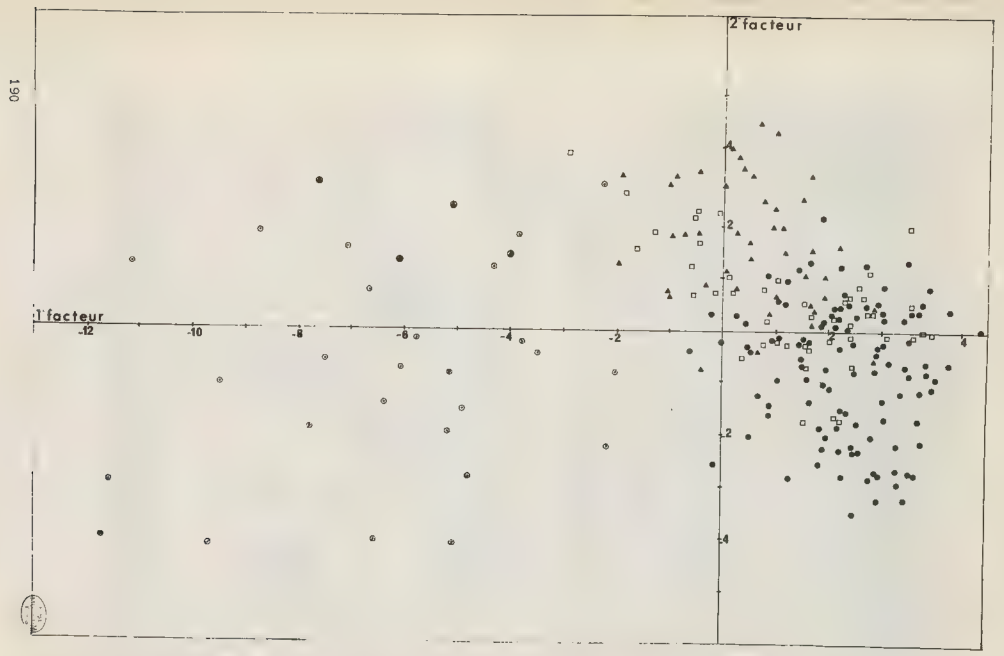


Fig. 3 - Diagramme en composantes principales. Selon les facteurs 1 et 2 - Les triangles noirs représentent l'espèce *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douv.) microconque. Les carrés blancs représentent *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, formes épaisses. Les ronds noirs *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* microconque formes minces. Les triangles cernés figurent *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douv.) macroconque, et les points noirs cernés *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orb.) macroconque.

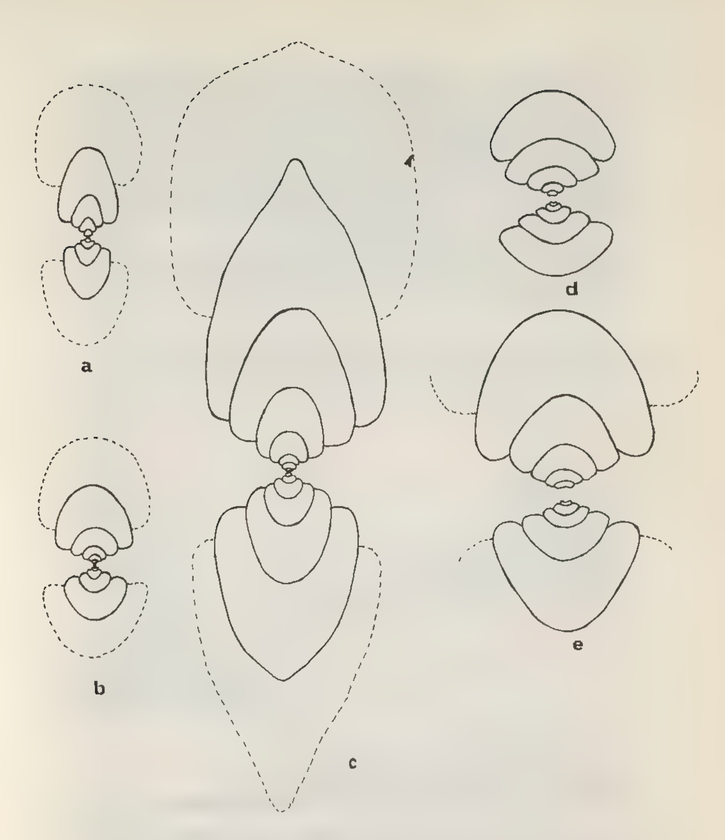


Fig. 4 - Sections
a - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, forme mince.
b - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, forme épaisse
c - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque.
Pour ces trois représentations la loge d'habitation a été figurée en pointillé ; d'autres exemplaires complets nous ont permis de la dessiner.
d - *P. (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) microconque adulte
e - *P. (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) macroconque. La loge d'habitation qui nous est inconnue n'a pas été figurée. Le pointillé indique la trace du tour suivant visible sur la coquille.

On constate, à l'examen du tableau 1, que les variables dimensionnelles (diamètre, hauteur, épaisseur, ombilic) présentent, dans la première composante P1, des valeurs de même signe et sensiblement égales : elles sont donc très fortement liées à la croissance. Par contre les variables non dimensionnelles (côtes internes, côtes externes et indice de division) ne sont pas liées à la croissance. Le poids total de la première composante atteint 91,12 %. La deuxième composante montre elle aussi que c'est encore un caractère de l'ornementation qui a le facteur le plus élevé ; les variables dimensionnelles ne semblent intervenir que dans les 3ème et 4ème composantes.

Ceci montre clairement que les caractères de la taille et de l'ornementation sont les plus importants pour discriminer les groupes morphologiques. Implicitement, une classification morphologique simple se réfère d'ailleurs à ces caractères que l'oeil humain apprécie nettement au premier examen.

Au sein de chacun des deux "sous échantillons" constitués d'une part par les formes macroconques, et d'autre part par les formes microconques, il nous est apparu clairement la juxtaposition de deux types morphologiques très nettement individualisés à partir du critère de

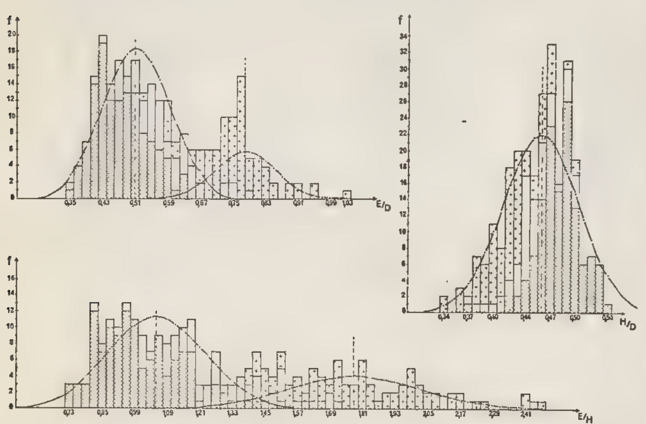


Fig. 5 - Histogrammes et courbes de fréquence pour les formes microconques des rapports : Epaisseur/Diamètre E/D - Epaisseur/Hauteur E/H - Hauteur/Diamètre H/D.
Les figurés sont les suivants : pointillés pour *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque mince. Hachures pour *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque épais. Croix pour *P. (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) microconque.

l'épaisseur du tour (fig. 4). On peut distinguer tant chez les macroconques que chez les microconques (et surtout chez ces derniers qui sont beaucoup mieux représentés en nombre d'individus), la présence de formes minces à tours assez élevés, à côté de formes très épaisses à tours très surbaissés montrant un aspect de tubercules sur les flancs. Les formes épaisses sont cependant nettement moins nombreuses que les formes minces et ne représentent que 30 % de chaque sous-échantillon. De plus, entre les formes minces et les formes épaisses, il existe toute une série d'individus en faible nombre mais dont la forme de la section est exactement intermédiaire. Certains se rattachent assez nettement aux morphes minces et d'autres aux morphes épais. Ceci apparaît très clairement sur les histogrammes de fréquence où les caractères de l'épaisseur et de l'ombilic sont présents séparément ou conjointement (fig. 5 - remarquer plus spécialement les rapports épaisseur/diamètre E/D et épaisseur/hauteur E/H démontrant nettement l'importance de ces deux caractères ; pour les autres caractères (H/D et nombre de côtes externes) la distribution est unimodale).

De même, dans les diagrammes de dispersion de l'analyse bivariée, ces deux types de formes sont apparus nettement individualisés ; la taille et l'épaisseur des tours restant le critère fondamental de distinction (fig. 6) : les quatre types morphologiques se dispersent en quatre nuages distincts et denses, reliés par les formes intermédiaires.

Interprétation des résultats.

<u>Comparaison entre les espèces décrites par Douvillé et les types morphologiques obtenus.</u>

A l'issue de l'étude morphologique et statistique nous constatons que notre échantillon renferme quatre groupes, ou morphes, séparés très nettement les uns des autres par les caractères de la taille, de l'ornementation de l'épaisseur des tours et de la forme de l'ombilic.

Nous avons déjà signalé que R. Douvillé (1912) avait admis dans ce même niveau la présence de six espèces du genre *Pachyceras* : est-il possible de les conserver ? Cet auteur n'avait pas fait de distinction entre formes microconques et formes macroconques ; les critères qu'il utilisait étaient cependant l'ornementation et l'épaisseur du tour. C'est ainsi qu'il rapportait à l'espèce *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) aussi bien des formes de grande taille (texte fig. 32, p.33, pl.II, fig.1, 1a) entièrement cloisonnées jusqu'à 200 mm que des formes adultes de petite taille (pl.II, fig.2, 2a, fig.3, 3a, fig.5, 5a) cloisonnées jusqu'à 45 mm ; il constate bien chez certains grands spécimens des modifications morphologiques au cours de la croissance (stades I à V) montrant un pincement du bord ventral et une atténuation de la costulation, mais ne parle pas de la loge d'habitation puisqu'elle n'est pas conservée chez les individus qu'il possède. A côté de cette espèce il signale *Pachyceras crassum* Douv., *P. crassicostatum* Douv., *P. (Tornquistes) helvetiae* (Tornq.), *P. villersensis* Douv. et *P. jarryi* (Eudes-Desl.). Contrairement à l'espèce précédente les individus figurés sont tous de petite taille ou de taille moyenne, avec une loge d'habitation parfaitement bien conservée, montrant d'assez fortes modifications de l'ornementation (*P. crassicostatum* Douv. pl.II, fig.6, *P. (T.) helvetiae* (Tornq.) pl.II, fig.7, *P. crassum* Douv. pl.I, fig.1 et 2, 2a).



E

100 80 60 40 20

20 40 60 80 100 120 140 160 180 200

D

Fig. 6a. Diagramme de dispersion -
Variations de l'épaisseur en fonction du diamètre de la coquille E = f(D)
(Même figurés que fig. 3).

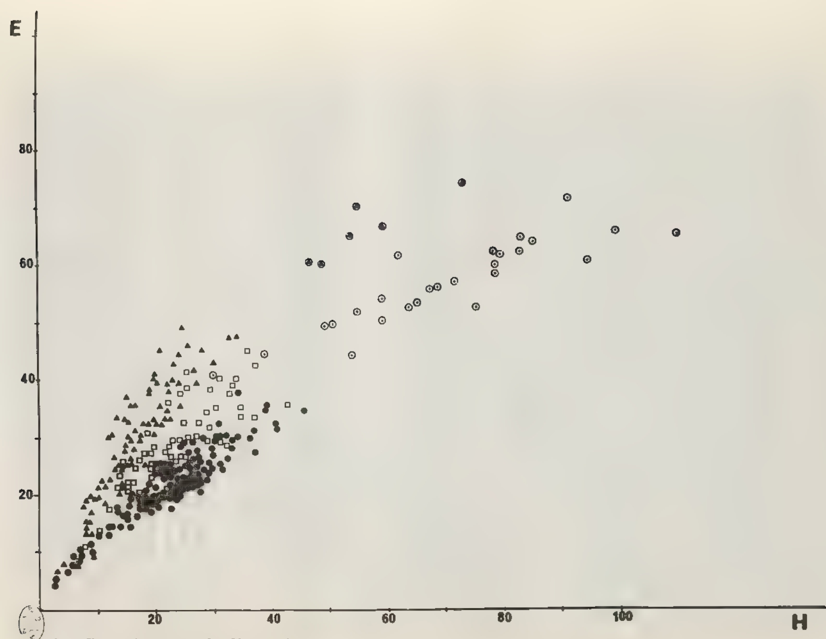


Fig. 6b - Diagramme de dispersion -
Variations de l'épaisseur en fonction de la hauteur de la coquille E = f(H)
(Mêmes figurés que fig. 3).

Si nous examinons les histogrammes de distribution des caractères et notamment ceux des rapports E/D et E/H, nous constatons une très nette bimodalité (fig.5) : le pic situé vers la gauche au niveau de la valeur E/D = 0,45 correspond aux "morphes" à coquille mince, à section ogivale, rapportés par Douvillé à l'espèce *P. lalandei* (d'Orb.); le second pic situé vers la droite au niveau de E/D = 0,75 se rapporte aux morphes épais avec ébauches de tubercules latéraux et coquille très surbaissée rattachés à *P. jarryi* (Eudes-Desl.). Les quatre autres "espèces" *P. crassicostatum* Douv., *P. (T.) helvetiae* (il y a ici une grave erreur de détermination car *T. helvetiae* n'existe qu'à l'Oxfordien), *P. crassum* Douv. et *P. villersensis* Douv., n'apparaissent pas : elles se situent entre les deux pics (*P. crassum* et *P. crassicostatum*) ou au niveau des pics (*P. villersensis*). Enfin, à l'examen des types de Douvillé que nous avons retrouvés à l'Ecole des Mines de Paris, il apparaît très clairement que cet auteur a déterminé ses espèces à partir de phragmocônes (*P. lalandei, P. jarryi, P. villersensis, P. crassum* pars.) soit à partir de loges d'habitation (*P. (T.) helvetiae* et *P. crassicostatum*) sans soupçonner que la loge d'habitation des uns pouvait être celle des autres. Il nous semble donc nécessaire étant donné que celles-ci entrent parfaitement dans la variabilité de l'espèce, de placer en synonymie avec *P. lalandei* les espèces *P. crassum, P. crassicostatum* et *P. (T.) helvetiae ; P. villersensis* tombe en synonymie avec *P. jarryi* pour la même raison. Les autres histogrammes et les autres rapports montrent soit un étalement des valeurs ne permettant pas un ajustement à une courbe de Gauss (rapports O/D, O/E, O/H) soit une distribution régulière s'adaptant parfaitement à une courbe normale (rapport H/D) ; la costulation montre aussi des distributions très homogènes.

La séparation en quatre groupes morphologiques de l'échantillon de Villers-sur-Mer est donc confirmée tant par l'analyse univariée que par l'analyse bivariée (fig. 6) et par l'analyse multivariée (fig. 3).

Implications taxinomiques.

Il apparaît donc que toute synonymie établie, deux taxons spécifiques peuvent être conservés. L'espèce *P. lalandeanum* (d'Orb.) est représentée par deux groupes dimorphes dont seuls jusqu'à présent les individus dits macroconques étaient figurés (d'Orbigny 1847, p.477, pl.175, fig.1 et 2 ; Douvillé 1912, text fig.32, pl.II, fig.1 et ci-dessous pl. II, fig.2 a-c) ; les individus microconques complets étaient encore inconnus jusqu'à ce jour (ci-dessous pl. IV et pl.V, fig.1 a-c). Au contraire l'espèce *P. jarryi* (Eudes-Desl.) n'a jamais été figurée autrement que sous sa forme microconque (Eudes-Deslongchemps 1889, p.26, pl.I, fig.1 à 4 ; Douvillé 1912, p.37, pl.I, fig.3-4-5-8-10 et ci-dessous pl.V fig.2 a-c - 3 a-c) alors que nous avons pu mettre en évidence un groupe macroconque dimorphe (ci-dessous pl.III).

Uneautre difficulté apparaît encore si nous voulons rattacher ces espèces à un genre puisque *P. jarryi* a été désignée comme type du genre *Pachyerymnoceras* Breistroffer 1947 (d'ailleurs considéré comme sous-genre d'*Erymnoceras* par Arkell 1957) tandis que la première est conservée dans le sous-genre *Pachyceras* Bayle 1878. Enfin, plus récemment dans sa tentative de désignation des formes microconques et macroconques chez les Ammonites jurassiques J.H. Callomon (1963, p.32) admettait que *Pachyerymnoceras* Breistroffer était le sous-genre dimorphe de *Pachyceras* Bayle.

Quelle solution doit-on choisir pour la dénomination spécifique de nos quatre groupes morphologiques ? et dans quel genre (ou sous-genre) doit-on les ranger ?

. Première solution - Chaque morphotype (groupe morphologique) est assimilable à une espèce différente.

Etant donné que seule la forme macroconque des individus à tours minces correspond à l'espèce *P. lalandeanum* décrite par d'Orbigny, il faut donc créer un nouveau nom d'espèce pour la forme microconque. Inversement, seule la forme microconque des individus à tours épais s'identifie à l'espèce *P. jarryi* de Eudes-Deslongchamps, il est donc là aussi nécessaire d'inventer un nouveau nom d'espèce pour la forme macroconque. Ceci nous conduit alors à admettre l'existence de quatre espèces contemporaines. Mais sous quel nom de genre doit-on les ranger ? Si nous admettons la validité du genre *Pachyerymnoceras* Breistroffer désignant les figures de Eudes-Deslongchamps 1889 comme génotype sans aucune diagnose (il est cependant vraisemblable que le caractère de la forme des tours internes très surbaissés avec des ébauches de tubercules est pour cet auteur un caractère fondamental rappelant le genre *Erymnoceras*), nous devons placer la forme macroconque correspondante dans ce genre, soit :

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) macroconque
Pachyceras n. sp. microconque
Pachyerymnoceras n. sp. macroconque
Pachyerymnoceras jarryi (Eudes-Deslongchamps) microconque

Cette solution ne peut être retenue ; elle aurait tout d'abord le désavantage d'alourdir la nomenclature en créant deux espèces nouvelles et ensuite de ranger sous le même nom de genre des formes microconques et des formes macroconques allant ainsi à l'encontre des tendances actuelles (G.E.G. Westermann 1964) ; il faudrait enfin élever *Pachyerymnoceras* au rang de genre.

Or nous avons vu lors de l'analyse biométrique que, à l'intérieur des groupes macroconques ou microconques, les formes minces et les formes épaisses sont réunies par des individus intermédiaires assurant un passage continu depuis des spécimens à tours assez minces et subogivaux jusqu'à des spécimens à tours épais, surbaissés avec ébauches de tubercules (cf. fig.5 histogrammes E/D et E/H, fig.4, coupes transversales et planches photos).

. Deuxième solution - Microconque et macroconque sont des sous-genres distincts.

Selon J.H. Callomon 1963 admettant l'existence d'un dimorphisme sexuel entre formes macroconques et microconques, les dimorphes sont rangés ensembles dans le même genre et représentent chacun un sous-genre différent. Dans un tel cas il faudrait alors créer un nouveau sous-genre pour les microconques de *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.) et un autre nouveau sous-genre pour les macroconques de *Pachyerymnoceras jarryi* (Eudes-Desl.) ; par voie de fait il faudrait comme dans la solution précédente créer deux espèces nouvelles soit :

Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum (d'Orb.) macroconque
Pachyceras (nov. subgen) n.sp. microconque
Pachyceras (nov. subgen) n.sp. macroconque
Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi (Eudes-Desl.) microconque

Ici encore la nomenclature est considérablement alourdie par l'introduction de quatre nouveaux taxons et cette conception va totalement à l'encontre des résultats de l'analyse biométrique et des concepts de la taxinomie moderne. Tout comme la précédente cette solution ne peut être retenue.

. Troisième solution - Microconques et macroconques présentant un dimorphisme (non sexuel).

Dans ce cas qui ne serait qu'une variante de la solution précédente on pourrait conserver le nom de genre *Pachyceras* pour désigner les formes macroconques et celui de *Pachyerymnoceras* pour les formes microconques sans tenir compte de la bimodalité du caractère de l'épaisseur des tours. Cette solution aurait l'avantage de conserver des taxons connus dont le caractère de l'épaisseur des tours (et donc de la forme de la section) présenterait une grande variabilité avec un dimorphisme (non sexuel) portant sur ce caractère bien que les formes minces soient cependant toujours prédominantes sur les formes épaisses, nettement plus rares. On serait alors amené à diviser le genre *Pachyceras* en deux sous-genres renfermant chacun une espèce dimorphe soit :

Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum (d'Orbigny) macroconque
à section mince ou épaisse
Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi (Eudes-Desl.) microconque
à section mince ou épaisse

Ceci est illogique puisqu'on serait obligé de désigner sous le nom de *Pachyerymnoceras* des individus microconques à section mince, subogivale ne présentant jamais la morphologie typique du genre de Breistroffer (cf. fig.4 et pl.V, fig.2 a-c, 3 a-c) ; inversement, on placerait dans le genre *Pachyceras* des formes macroconques à section très épaisse et surbaissée présentant tout à fait la morphologie du genre de Breistroffer.

Il ne faut pas oublier que chez *P. jarryi* le développement ontogénique de la coquille montre dès le nucléus (cf. coupes transversales fig. 4) des tours épais "erymnoceratiformes" alors que chez *P. lalandeanum* cet aspect est vite remplacé par une section subogivale qui se pince sur le bord ventral. Cette différenciation est très nettement suffisante pour placer ces deux espèces au moins dans deux sous-genres différents et est à rejeter cette troisième solution.

. Quatrième solution - Identité spécifique des quatre morphotypes ou polymorphisme intraspécifique.

L'analyse biométrique a fort bien montré l'homogénéité parfaite de l'échantillon de *Pachyceras* de Villers-sur-Mer pour tous les caractères étudiés sauf pour l'épaisseur des tours (histogrammes très nettement bimodaux) et pour la taille de l'ombilic (histogrammes dissymétriques mais pas nettement bimodaux) : quatre types morphologiques seraient mieux représentés que d'autres mais seraient reliés entre eux par des formes intermédiaires (peut-être moins favorisées?) assurant une variation continue au sein d'une population homogène. Nous possédons un lot d'effectif suffisamment important et regroupant des individus récoltés dans le même niveau lithologique pour penser que nous sommes en présence d'un échantillon sensiblement isochrone, parfaitement représentatif de la population dont il est extrait. Cette population représenterait alors une

seule et même espèce constituée d'individus dimorphes (microconques et macroconques), eux-mêmes dimorphes (formes minces et formes épaisses) : le niveau H 1-3 de Villers-sur-Mer ne renfermant plus alors qu'une seule espèce. En utilisant la nomenclature préconisée par G.E.G. Westermann (1964) ou D.F.B. Palframan (1969), on aurait :

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype mince
(= *Ammonites lalandeanum* d'Orb., 1947, pl.175, fig.1-2)
Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype épais macroconque
(cf. ci-dessous pl.III et text.fig.4c)

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype mince
(cf. ci-dessous pl.IV et pl.V, fig.1 a-c et text.fig.4 a-b)
Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype épais microconque
(= *Pachyceras jarryi* Eudes-Desl.) in Douvillé 1912, pl.I, fig. 3-4-5-7-8-10-12).

Cette dernière solution aurait l'avantage de simplifier considérablement la systématique des ammonites de ce groupe, mais gênerait vraisemblablement de nombreux paléontologistes ou stratigraphes.

D'autre part, il n'est pas du tout certain que le "polymorphisme" constaté à un certain niveau (échelle temporelle) et dans une certaine localité (échelle spatiale), soit constant au sein de cette "espèce" et puisse se retrouver au cours de l'évolution de cette famille d'Ammonites et puisse donc être mis en évidence dans d'autres gisements du même âge, ou plus anciens ou plus récents. Dans l'état actuel de nos connaissances, et pour les raisons indiquées ici cette quatrième solution n'est pas plus acceptable que les précédentes.

Cependant nous pouvons avancer les remarques suivantes :

- d'autres échantillons du même âge provenant de la zone à Lamberti de Herznach (Jura d'Argovie), de la Sarthe et des environs de Dijon (Côte d'Or) ne montrent pas la coexistence des quatre morphotypes : ils ont un effectif nettement plus faible et montrent soit un, deux ou trois des morphotypes, les dimorphes macroconques et microconques sont toujours présents. La récolte d'un matériel plus abondant permettra de tous les identifier ou non.

- Actuellement nous connaissons encore très mal la faune de *Pachyceratidae* de la base du Callovien supérieur (zone à Athleta). Il semble pourtant que d'après les quelques individus que nous avons pu observer provenant des Deux-Sèvres (collection E. Cariou à Poitiers), d'Israël (collection Gill à Dijon, matériel en cours d'études par H. Tintant) ou d'Algérie (collection Ch. Mangold à Oran) ainsi que les quelques exemplaires figurés par divers auteurs (W.J. Arkell, Djebel Tuwaiq, Arabie, 1952, O. Hass, Mont Hermon, Syrie, 1955, R. Imlay, Arabie Séoudite, 1970, A.Zeiss, Ethiopie 1974) que cette famille présente déjà à cette époque des dimorphes macroconques et microconques s'apparentant fort bien à ceux figurés ici.

A l'Oxfordien inférieur cette famille est encore plus mal connue et seuls quelques individus (tel que *P. lalandeanum* d'Orb. in de Loriol 1901, pl.III, fig.5) peuvent être rapportés à ce genre. Par contre à l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis) elle apparaît de nouveau très florissante avec le genre *Tornquistes* Lemoine 1910. Ce dernier est considéré par J.H. Callomon (1963, p.33) comme une forme macroconque ; or, nous

possédons en Bourgogne une très riche faune de ce genre dont la taille adulte maximum atteint 200 mm et dont la loge d'habitation est entièrement costulée : chez les Stephanocerataces ces caractères se rapportent plutôt à des individus microconques. Dans les mêmes niveaux nous avons pu récolter plusieurs grands exemplaires dépassant 350 mm de diamètre, montrant une loge d'habitation totalement lisse et des tours internes très semblables à ceux du genre *Tornquistes* tant par la forme de la section que par la costulation : ces individus, encore mal connus et en très petit nombre nous apparaissent comme des formes totalement nouvelles représentant le dimorphe macroconque des *Tornquistes* désormais considérés comme des microconques. Une fois de plus c'est le dimorphisme microconque-macroconque qui apparaît le plus nettement. Nous proposons donc d'adopter une cinquième solution, faisant intervenir ce dimorphisme sans compliquer la systématique.

. Cinquième solution - Formes minces et formes épaisses appartiennent à des espèces différentes rangées dans deux sous-genres.

Dans l'état actuel de nos connaissances sur ce groupe d'Ammonites la nomenclature que nous proposons serait une variante de la première solution ; elle aurait l'avantage de ne pas créer de nouveau genre, ni de nouvelle espèce : *Pachyceras* et *Pachyerymnoceras* seraient conservés comme des génomorphes ne possédant chacun (au niveau de la zone à Lamberti du Callovien supérieur) qu'une seule espèce présente à la fois sous sa forme microconque et sa forme macroconque, soit :

Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum (d'Orb.) macroconque
(= *Ammonites lalandeanum* d'Orb.), 1847, p.175, fig.1-2
Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum (d'Orb.) microconque
(ci-dessous pl.IV et pl.V, fig.1 a-c, text.fig. 4 a-b)
Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi (Eudes-Desl.) macroconque
(ci-dessous pl.III et text.fig. 4 e)
Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi (Eudes-Desl.) microconque
(= *Pachyceras jarryi* Eudes-Desl. 1889 in Douvillé 1912, pl.I, fig.3-4-5-7-8-10-12).

Ce choix est renforcé par le fait que les tours internes des deux sous-genres ainsi définis sont totalement différents (cf. fig.4) : chez *Pachyceras (Pachyerymnoceras) lalandeanum* (d'Orb.), microconque et macroconque, les tours jeunes sont ogivaux ou à peine arrondis sur le ventre ; chez *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Eudes-Desl.), microconque et macroconque, les tours jeunes sont très surbaissés, à section coronatiforme, rappelant singulièrement la forme de la section du genre *Erymnoceras*.

Conclusions

Actuellement en cours, la révision de ce groupe d'Ammonites jurassiques permettra vraisemblablement d'adopter cette nomenclature très simple et d'un usage commode tant pour le paléontologiste que pour le stratigraphe.

Cette systématique des Ammonites mettant en évidence des couples de dimorphes macroconques et microconques a l'avantage en outre de souligner l'existence de deux lignées évolutives parallèles se suivant assez bien depuis le Callovien supérieur (zones à Athleta et Lamberti) jusqu'à

l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis) avec cependant une lacune d'observation au niveau de l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae).

Une première lignée est constituée par des individus de grande taille (300 à 350 mm), à loge d'habitation se développant sur 2/3 à 3/4 de tour et perdant son ornementation, dites formes "macroconques" ; une seconde lignée, parallèle à la précédente, est composée d'individus de petite taille (100 à 200 mm) avec loge d'habitation s'étendant sur 1/2 à 2/3 de tour et costulée jusqu'à l'ouverture, dites formes "microconques". Ce dimorphisme peut sans inconvénient être considéré comme un "dimorphisme sexuel".

Le second dimorphisme observé, portant sur la forme de la section des tours plus ou moins épais et avec ou sans tubercules, est constaté très tôt dans la croissance des individus (fig.4) ; ce critère semble un bon argument pour séparer ces deux groupes au niveau spécifique.

Les résultats obtenus au cours de cette étude, nous suggèrent quelques réflexions sur les modalités de l'évolution chez les Pachyceratidés. Pour de nombreux auteurs tels que W.J. Arkell (1952) ou G.E.G. Westermann (1964), le genre *Pachyceras* Bayle du Callovien supérieur dérive du genre *Erymnoceras* Hyatt du Callovien moyen par l'intermédiaire de *Pachyerymnoceras* Breistroffer ; puis à l'Oxfordien inférieur *Pachyceras* donne naissance à *Tornquistes* Lemoine. Or nous venons de constater que *Pachyerymnoceras* et *Pachyceras* sont contemporains ; ce fait n'est pas très gênant car on peut très bien envisager une telle dérivation en admettant que le genre *Pachyerymnoceras* persiste encore pendant un certain temps après l'apparition de *Pachyceras*. Nos connaissances sur les Pachyceratidés de la base du Callovien supérieur (zone à Athleta) sont encore trop incomplètes mais d'après les quelques échantillons en notre possession il semble bien que la filiation *Erymnoceras* - *Pachyerymnoceras* - *Pachyceras* - *Tornquistes* soit possible. Quoi qu'il en soit les caractères de la ligne de suture (absence du lobe latéral interne U_n, le nombre de lobes auxiliaires et leur découpage secondaire) sont tellement identiques que ces quatre genres (ou sous-genres) doivent être rangés dans une même famille. Enfin, il faut remarquer que si cette filiation est correcte, c'est jusqu'à présent la seule famille de Stephanoceratacés qui montre des caractères à évolution palingénétique : les tours internes de *Pachyerymnoceras* et de *Pachyceras* rappellent fortement par leur aspect coronatiforme ceux de leur ancêtre *Erymnoceras*. Au contraire tous les autres Stephanoceratacés (Kosmoceratidés, Cardioceratidés, Tulitidés et Sphaeroceratidés) montrent les caractères évoluant par protérogenèse : l'adulte innove un caractère qui peu à peu gagne le jeune au cours de l'évolution du groupe.

De nouvelles recherches sur du matériel provenant de la base du Callovien supérieur pourraient vraisemblablement résoudre ces problèmes de phylogénie.

A N N E X E

Description des espèces de *PACHYCERAS* de la zone à Lamberti de Villers-sur-Mer (Calvados)

PACHYCERAS (PACHYCERAS) LALANDEANUM (d'Orbigny) - Forme microconque (pl.IV, fig.1 a-c, 2 a-c, 3 a-c, pl.V, fig.1 a-c et text.fig.3 a-b).

Synonymie :

1847 *Ammonites lalandeanum* d'Orbigny, Pal.Franc.Terr.Jurass.p.47, pars. CLXXV, fig.4-5.
1878 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) : Bayle, Explic.Carte Géol.France, t.IV, pl.XLIII, fig.1-2.
1890 *Pachyceras lalandeanus* (d'Orb.), Eudes-Deslongchamps. Fossiles de la coll. Jarryi, p.112
1901 *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.), de Loriol, Oxf.Juras.Bernois.Mem. Soc.Géol.Suisse, n° 28, p.11, pl.II, fig.5.
1912 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.), Douvillé Cardioceratidés de Villers, pars.p.44-47, pl.II, fig.2-3-5.
1912 *Pachyceras crassum* Douvillé, ibid.pars.p.42-44, pl.I, fig.2-9-11, pl.II, fig.4.
1912 *Pachyceras crassicostatum* Douvillé, ibid.p.48-49, pl.II, fig.6.
1912 *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (Tornq.) Douvill, ibid.pars.p. 47-48, pl.II, fig.7.
? 1916 *Pachyceras* sp.Douvillé, Massif Moghara, Mém.Acad.Sciences t.54, p. 70, pl.VIII, fig.4-5
1938 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) Roman, Ann.Juras.et Crét. p.221, pl. XX, fig.207.
1963 *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.) Malinowska, Jurass.Czestochowa, p. 152-153, pl.XXXI, fig.146.
? 1963 *Pachyceras* sp. A.Malinowska, ibid. p.153, pl.XXXI, fig.145.
1974 *Pachyceras cf.lalandeanum* (d'Orb.) Zeiss.Callov.Am.Ethiop. p.272-273, pl.37, fig.2-3-4.

Holotype :

La collection d'Orbigny (Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) renferme plusieurs exemplaires dont cet auteur s'est servi pour créer son espèce ; il n'a pas désigné l'holotype et nous proposons de prendre comme holotype celui qui se rapproche le plus de sa figuration (n° 3180) provenant de Villers-sur-Mer incomplet sans loge d'habitation et de désigner comme lectotype l'individu n° J 19560 plus complet de la collection du Muséum des Sciences Naturelles de Bâle).

Diagnose :

Coquille de petite taille à ornementation formée de grosses côtes à peine sensible au pourtour de l'ombilic, se marquant davantage au niveau de la région ventrale qu'elles franchissent en s'infléchissant légèrement vers l'avant. Section ogivale. Ombilic profond s'ouvrant avec l'apparition de la loge d'habitation. Celle-ci est caractérisée par de grosses côtes espacées évanouissantes près du bord ombilical.

Description :

La coquille est renflée et même globuleuse à un diamètre de 15 mm ; les côtes sont à peine marquées et l'ombilic est profond et étroit. En augmentant de taille les tours se compriment : il en résulte une section plus ou moins ogivale. Les côtes, simples, deviennent épaisses, arrondies, séparées par des dépressions de même forme et même grandeur. Sur le bord ventral, elles sont légèrement inclinées vers l'avant, mais passent sans modification sur l'autre flanc. L'ombilic est très profond chez les formes assez épaisses et le rebord ombilical est net avec un mur ombilical vertical ; chez les formes plus minces il est moins profond, et beaucoup plus étroit, avec un rebord ombilical arrondi. L'épaisseur du tour est inférieure ou dépasse de peu la hauteur. La ligne de suture montre des éléments subégaux, décroissant régulièrement de grandeur vers l'ombilic ; elle possède trois lobes ombilicaux (absence de lobe latéral interne U_n), ce qui donne finalement une ligne de suture extrêmement simple.

Ces individus sont adultes à un diamètre de 100 mm et l'apparition de la loge d'habitation entraîne une ouverture assez nette de l'ombilic. Cette loge occupe en général 1/2 à 2/3 de tour et elle se caractérise par des côtes très marquées et espacées.

Mensurations de quelques individus très typiques :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
1.Holotype coll. d'Orb.	61,2	27,4	26,6	10,5	0,97	6	20	8,2
M.H.N. Paris n° 3180	49,7	23,5	20,5	9,5	0,80	7	20	2,8
(phragmocône)								
2.Lectotype M.H.N.	87,3	39	35,5	19,9	0,91	5	17	3,4
Bâle n° J19560	70,9	37,5	31,2	15	0,83	5	17	3,4
(adulte)								
3.E.N.S.G. Nancy	60,4	27,9	32,4	12,1	1,16	6	20	9,2
n° 119	50	22,1	27,3	11	1,23	6	20	3,2
(phragmocône)								
4.Collection I.S.T.	82,4	33,5	39,3	19,7	1,17	5	15	3
Dijon	71,3	31,4	40,2	15,3	1,28	5	15	3

Rapports et différences :

Pachyceras lalandeanum (d'Orbigny) d'après la description donnée par les auteurs correspond à une forme de grande taille à section ogivale. Selon notre conception nous plaçons dans cette espèce des individus adultes à un diamètre moindre (100 mm) auxquels un autre nom d'espèce a été donné par divers auteurs. Ainsi *Pachyceras crassum* Douvillé (1912, pl.I, fig.1-2-9 et pl.II, fig.4) apparaît comme un variant extrême de *P. lalandeanum* (d'Orb.) dont il ne diffère que par une épaisseur légèrement plus forte ; l'ombilic est plus large, la suture est identique ; par contre la section qu'il rapporte à son espèce *P. crassum* (p.42, fig.45) s'apparente beaucoup plus par ses tours très surbaissés à une autre espèce *P. jarryi* (Eudes-Desl.) ; *P. crassum* a été créé par Douvillé d'après le critère d'une section plus épaisse et trapue que *P. lalandeanum*. D'autre part il a créé l'espèce *P. crassicostatum* (p.48-49, pl.II, fig.6) et décrit une forme déjà

connue, *P. (Tornquistes) helvetiae (Tornquist)* (p.47, pl.II, fig.7), en se basant uniquement sur le fait que ces individus ont une loge d'habitation dont l'ornementation est différente des phragmocônes. Il ne pense pas que ces dernières pourraient être les loges d'habitation des espèces précédemment décrites. *P. crassicostatum* et *P. (Tornquistes) helvetiae* tombent en synonymie avec *P. lalandeanum* (d'Orb.) forme microconque. Il en est de même pour *P. crassum* compte tenu des critères morphologiques, de l'analyse biométrique et de l'examen de la ligne de suture. *Pachyceras distinctum* Spath (1928, pl.XX, fig.1 a-b, pl.XXXVIII, fig.7) semble avoir une section se rapprochant fortement de *P. lalandeanum* (d'Orb.), cependant la présence de tubercules ombilicaux le rapproche plutôt d'une forme mince de *P. jarryi*.

Situation géographique :

- France : Calvados (Dives et Villers-sur-Mer), Sarthe (Mamers, Marolles), Côte d'Or (Talant, Magny-les Villers)
- Suisse : Jura d'Argovie (Herznach)
- Afrique du Nord, Allemagne du Nord, Angleterre, Arabie, Indes.

Age :

Callovien supérieur : zone à Lamberti.

Matériel examiné :

Collection d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Faculté des Sciences de Paris, de Lyon, de Dijon, ENSG Nancy, Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle.

PACHYCERAS (PACHYCERAS) LALANDEANUM (d'Orbigny) - Forme macroconque (pl.I, fig.1 a-c, pl.II, fig.1 a-b, 2 a-c et text.fig.4 c).

Synonymie :

1847 *Ammonites lalandeanum* d'Orbigny, Pal.Fr.Terr.Jurass.pars. p.477, pl.CLXXV, fig.1-2.
1912 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) Douvillé, Cardioceratidés, p.44-47, text. fig.32, p.34, pl.II, fig.1-2.
1928 *Pachyceras indicum* Spath, Fauna of Kach, p.221, pl.XIX, fig.7, pl. XX, fig.2
1965 *Pachyceras cf. lalandeanum* (d'Orb.) Maubeuge, Faunes cosmopolites, p.243-246, pl.V.

Holotype :

Ammonites lalandeanum d'Orbigny, 1847, Pal.Fr.Terr.Jurass.pl.CLXXV. Collections d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, n° 3180a.

Diagnose :

Coquille d'un diamètre pouvant atteindre 300 mm à section ogivale dont la région ventrale présente un pincement très net jusqu'à montrer une section tranchante avec atténuation de l'ornementation ; loge d'habitation parfaitement lisse à section des tours ronde.

Description :

A un diamètre de 100 mm, il n'y a encore aucune trace de l'apparition de la loge d'habitation. Les caractères de l'individu à ce stade sont les mêmes que ceux décrits chez la forme *P. lalandeanum* (d'Orb.) microconque : hauteur du tour importante à bord ventral arrondi, ombilic peu ouvert, ornementation formée de côtes épaisses bifurquées intercalées de côtes simples intermédiaires passant d'un flanc à l'autre sans déformation. Des modifications morphologiques apparaissent aux environs de 150 à 180 mm de diamètre. En général les individus tendent à se comprimer et à se pincer de plus en plus dans la région ventrale qui finit par devenir ainsi tout à fait tranchante. Toutefois il existe des formes où ce pincement est encore inexistant à ce diamètre et ne se produit que beaucoup plus tardivement. D'autre part certaines sont pincées nettement plus tôt. L'ornementation tend à se modifier sur la loge d'habitation : les côtes tendent à s'altérer jusqu'à présenter de faibles ondulations ou bien deviennent rigides, épaisses et espacées. La ligne de suture de ces formes est identique à celle de la forme microconque. Les plus grands individus de Villers-sur-Mer en notre possession sont cloisonnés jusqu'à 200-210 mm et la trace de la loge d'habitation est visible sur au moins 3/4 de tour ; ceci laisse supposer des formes complètes et une taille d'environ 300 mm. Aucun individu de Villers-sur-Mer ne possède sa loge d'habitation mais la collection d'Orbigny renferme un magnifique exemplaire complet (n° 3180 b, cf. ci-dessus fig.2) provenant de Mamers (Sarthe) cloisonné jusqu'à 170 mm montrant une loge d'habitation sur plus de 3/4 de tour et atteignant alors un diamètre de 295 mm.

Mensurations de quelques individus :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
Holotype coll. d'Orb. Mus.Hist.Nat.Paris n° 3180 a (phragmocône)	136,8 114,5	68,6 55,1	56,3 52	21,1 17,9	0,82 0,94	7 6	21 19	2,8 3,2
Musée Hist.Nat.Bâle n° J19555 (phragmocône)	206,8 171,9	99,3 82,9	63,9 62,4	35,4 31,5	0,64 0,75	9 9	32 34	4 4
I.S.T. Lyon n° 11631 (phragmocône)	140,5 116,1 100,4	71,8 59,3 30,1	57,1 50,3 41,6	21,2 17,9 15,6	0,80 0,85 0,83	7 6 6	22 20 21	3 2,8 3,2

Discussion :

D'Orbigny dans sa description du type de cette espèce donne les mesures d'un individu de 210 mm de diamètre que nous avons retrouvé dans sa collection. De son côté Douvillé décrit la loge d'habitation d'un *Pachyceras lalandeanum* de 250 mm de diamètre. Très généralement ce sont des individus de cet aspect qui étaient désignés comme *P. lalandeanum* (P.L. Maubeuge 1965, p. 243 à 246).L'individu figuré par Spath (1928, Faune du Cutch, pl.XIV, fig.7, pl.XX, fig.2 a-d) sous le nom de *P. indicum* s'apparente nettement à *P. lalandeanum* macroconque tant par son aspect général

que par sa grande taille (200 mm). Il doit être considéré comme synonyme de cette espèce ; son auteur la considère d'ailleurs comme une race indienne de l'espèce européenne.

Situation géographique et stratigraphique :

P. lalandeanum macroconque n'est à notre connaissance signalé avec certitude qu'à Villers-sur-Mer (Calvados), Mamers et Marolles (Sarthe), en Côte d'Or, en Suisse (Herznach) et aux Indes où il caractérise la zone à Lamberti du Callovien supérieur.

PACHYCERAS (PACHYERYMNOCERAS) JARRYI (Douvillé) - Forme microconque (pl. V, fig.2 a-c, fig.3 a-c et text.fig.4 d).

Synonymie :

1889 *Stephanoceras sublaevis* Eudes-Deslongchamps, Foss.Coll.Jarryi, p. 26, pl.I, fig.1-2-3-4.
1912 *Pachyceras jarryi* (Eudes-Desl.), Douvillé, Cardioceratidés, p.37, pl.I, fig.3-4-5-7-8-10-12.
1912 *Pachyceras villersensis* Douvillé, ibid. p.41-42, pl.I, fig.6.
1912 *Pachyceras crassum* Douvillé, ibid.pars. p.42, text.fig.45.
1918 *Pachyceras rugosum* (Leck.) Buckman, type Amm. t.II, pl.115.
1974 *Pachyerymnoceras jarryi* (Eudes-Desl.) *subsp.ethiopicum*.Zeiss.Callo. Amm.Ethiop.p.275, pl.37, fig.1-6-7.

Holotype :

Les exemplaires de Eudes-Deslongchamps ont été perdus lors de la dernière guerre. Douvillé a parfaitement figuré cette espèce, cependant nous n'avons pu retrouver aucun des individus de cette espèce étudiée par cet auteur dans les collections de l'Ecole des Mines ou de la Sorbonne à Paris. Nous proposons de désigner comme néotype l'exemplaire complet de Villers-sur-Mer figuré ici et provenant des collections de l'I.S.T. de l'Université de Lyon n° 11632.

Diagnose :

Espèce caractérisée par des tours internes présentant une ressemblance frappante avec certains *Erymnoceras* : section épaisse, large et surbaissée, ombilic en entonnoir avec rebord ombilical très marqué où s'individualisent de petits tubercules ; côtes partant des tubercules et s'infléchissant vers l'avant sur le bord ventral légèrement anguleux ; "aspect erymnoceratiforme" s'atténuant chez l'adulte où l'ornementation devient plus grossière mais persiste jusqu'à l'ouverture de la loge d'habitation.

Description :

A 10 mm de diamètre cette espèce présente une section des tours extrêmement surbaissée, l'ombilic est déjà assez large et bordé d'une rangée de tubercules ou de plis qui la fait ressembler tout à fait à un représentant du genre *Erymnoceras*. De là partent de faibles ondulations inclinées vers l'avant. A ce stade le bord ventral présente un aspect légèrement en toit. A un diamètre un peu plus grand (20 mm), *P. jarryi* montre toujours une section surbaissée et un ombilic en entonnoir avec

mur ombilical oblique ; sur le bord ombilical de véritables tubercules s'individualisent et les côtes sont bien marquées, une à deux par tubercule. Le rebord ombilical a un aspect perlé et n'est jamais recouvert par le tour suivant, ce qui donne un ombilic profond en escalier. Vers 55 à 60 mm les mêmes caractères sont toujours observables, mais la section du tour varie quelque peu, elle devient beaucoup moins surbaissée et présente un pincement beaucoup moins net dans la région ventrale. *P. jarryi* microconque est adulte et complet à un diamètre de 90 cm environ, l'ombilic à ce stade très profond s'ouvre encore plus et présente toujours sa rangée de tubercules ; la loge d'habitation occupe environ 1/2 à 3/4 de tour. Elle est ornée de gros tubercules ombilicaux assez émoussés au nombre de 6 ou 7 par 1/2 tour, d'où part soit une côte simple soit une côte se bifurquant au milieu du flanc, soit deux côtes divisées à partir du tubercule ; il existe de plus des côtes intercalaires ; elles sont dans tous les cas épaisses et assez espacées.

La ligne de suture de *P. jarryi* est simple ; elle comprend trois lobes ombilicaux (sans lobe latéral interne U_n) ; elle est pauvre en éléments, mais les divers lobes (sauf U_2 et I) et celles sont très larges et fortement découpées. Cette suture est très semblable à celle de *P. lalandeanum* microconque.

Mesures :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	I
Néotype I.S.T. Lyon n° 11632 (adulte)	66,2 56	27,4 22,8	39,9 38,2	19,4 16,2	1,46 1,68	7 6	18 17	2,4 2,4
I.S.T. Lyon n° 11632 (phragmocône)	44,2 38,7	21 17,8	32,4 30,5	11,4 10,2	1,54 1,71	6 9	18 17	3 2,4

Rapports et différences :

L'espèce *P. jarryi* (Eudes-Deslongchamps 1890 in Douvillé 1912) a servi à Breistroffer (1947) pour créer le genre *Pachyerymnoceras* et certains auteurs en ont fait un intermédiaire entre *Erymnoceras* et *Pachyceras*. De plus dans les déterminations d'individus de Villers-sur-Mer *P. jarryi* a très souvent été étiqueté sous le nom de *Erymnoceras coronatum*.

Douvillé en 1912 avait créé une nouvelle espèce *Pachyceras villersensis* (p.41, pl.I, fig.6) d'après un unique individu de 30 mm de diamètre ; sa détermination était basée sur une légère différence d'ornementation ; des tubercules peu accentués, une "carène ombilicale émoussée" et une ligne de suture voisine de celle de *P. jarryi* ; en fait, comme le montre l'analyse biométrique *P. villersensis* semble être un simple variant de *P. jarryi*.

Enfin, les formes épaisses de *P. lalandeanum* microconque figurées par Douvillé sous le nom de *P. crassum* sont très voisines par l'aspect de la section, cependant elles ne présentent jamais de tubercules ombilicaux.

PACHYCERAS (PACHYERYMNOCERAS) JARRYI (Douvillé) - Forme macroconque (pl.III, fig.1 a-c, 2 a-c et text.fig.4 e)

Holotype :

La collection Raspail (Faculté des Sciences de Paris) contient trois spécimens de grande taille (*Pachyceras* sp. de Villers-sur-Mer (Calvados) parmi lesquels nous proposons de choisir l'holotype de la forme macroconque que nous figurons ici.

Diagnose :

Forme épaisse de grande taille à section légèrement pincée sur le bord ventral ; tour interne très surbaissé "erymnoceratiforme" ; ombilic profond à bord ombilical tuberculé, s'atténuant au cours de la croissance.

Description :

Cette espèce n'est représentée jusqu'à présent que par trois individus à l'état de phragmocône. En section *P. jarryi* macroconque présente des tours internes vers 50 à 60 mm de diamètre très surbaissés, deux fois plus larges que hauts d'aspect "erymnoceratiforme" qui sont très vite recouverts par des tours en ogive large assez identiques à ceux de *P. lalandeanum* macroconque mais nettement plus larges avec un bord ombilical anguleux.

A un diamètre de 120 mm, le resserrement des lignes de suture annonce la loge d'habitation : la trace de celle-ci est d'ailleurs visible indiquant un individu adulte d'une taille d'environ 250 mm ; l'épaisseur est forte (70 mm pour une hauteur de 55 mm). Le rapport E/H est de 1,25 alors que ce même rapport au même diamètre n'est jamais supérieur à 1,1 chez *Pachyceras lalandeanum* macroconque. Comme pour celui-ci la section se pince jusqu'à devenir nettement anguleuse mais assez peu tranchante sur le bord ventral ; l'ombilic est semblable à celui de *P. jarryi* microconque : il est profond et en entonnoir avec un rebord ombilical beaucoup plus émoussé et arrondi. L'ornementation est aussi du même type avec des côtes épaisses partant d'un tubercule beaucoup moins net cependant, que chez le microconque.

Mesures :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
Holotype F.S. Paris coll.Raspail (phragmocône)	118,3 100,1	55,3 49,1	70 60	22,9 20	1,29 1,26	8 7	20 18	22,4 2,4
F.S. Paris coll.Raspail (phragmocône)	150 121,5	73,5 59,2	74,5 67,1	20,3 18,2	1,02 1,13	5 6	23 21	4,6 3,6

Rapports et différences :

A stade *P. jarryi* macroconque ressemble fortement à *P. lalandeanum* macroconque : le seul caractère permettant la distinction est la section nettement plus forte et l'ombilic plus profond et plus large laissant deviner des tours internes tuberculés "erymnoceratiformes".

Situation géographique, âge, liste du matériel examiné :

Comme nous l'avons déjà signalé, seuls nous sont connus les trois exemplaires de Villers-sur-Mer provenant de la Collection Raspail ; cette espèce est comme les précédentes caractéristique de la zone à Lamberti du Callovien supérieur de Normandie.

Ouvrages cités

ARKELL W.J., 1956 - Jurassic geology of the world. Eindburgh. London.

ARKELL W.J., BRANKAMP R.A. et STEINECKE M., 1952 - Jurassic Ammonites from jebel Tuwaiq.*Central Arabia. Phil.Trans.Roy.Soc. (B), 236.*

ARKELL W.J., KUMMEL B., WRIGHT C.W., 1957 - Treatise on Invertebrate Paleontology. Ed.R.C. Moore. Part.4. Mollusca 4 - Cephalopoda, Ammonoidea. Mesozoic Ammonoides.L 80 - L 436.*Kansas Univ.Press.*

BAYLE, 1878 - Fossiles principaux des Terrains. Atlas. Explic. de la Carte Géol.de France. Tome IV.

BUCKMAN, 1918 - Yorkshire type Ammonites. t.II, part XVIII, 177 pl. Londres.

BREISTROFFER M., 1947 - Notes de nomenclatures paléozoologiques. *Proces. Ver.Mem.Soc.Sci.Dauphiné, 26* (195), Grenoble (Biron).

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans.Leicester Lit.Philos.Soc., 57*, p.21-56, pl.1, 9 text.fig.

EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1889 - Rapports sur les fossiles Oxfordiens de la Collection Jarryi. Notes Paléontologiques Ibid. 1 art. II, 80 p., 1 pl.

DOUVILLE R., 1912 - Les Cardioceratidés de Villers. *Mém.Soc.Géol.Fr., Paléont., 29* (2), mém.45, 77 p., 11 pl.

DOUVILLE H., 1916 - Les terrains secondaires dans le Massif du Moghara , à l'Est de l'Isthme de Suez, d'après les explorations de M. Couyat-Barthoux. *Mém.Acad.Sciences,* Inst. de France, *54*, 2e série 1918, p.1 à 184, 21 pl.

GLANGEAUD P., 1897 - Sur la forme de l'ouverture de quelques Ammonites. *Bull.Soc.Géol.France*, sér.III, 25-99-107.

HAAS O., 1955 - Revision of the jurassique Ammonite fauna of Mount Hermont. Syria. *Bull.Amer.Mus.Nat.Hist.*, *108*, p.1-260, pl.1-30, New-York.

IMLAY R.W., 1970 - Some jurassic Ammonites from Central Saudi Arabia. *Geol.Surv.Prof.Paper* 643 D. p.1-15, 3 tabl., 3 pl., pl.1-4 Washington.

LEMOINE P., 1910 - Ammonites du Jurassique supérieur du cercle d'Analalava (Madagascar). *Annales de Paléontologie*,(t.V et VI) 52 p., 8 pl.

LORIOL P. de, 1898-99 - Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura Bernois. *Mém.Soc.Pal.Suisse*, *23* (1896) *25-26*, 220 p., 12 pl.

MAKOWSKI H., 1962 - Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Paleont. Polo. 12*, 92 p., 20 pl. Warszawa.

MALINOWSKA L., 1963 - Stratigraphy of the Oxfordian of the Czestochowa Jurassic on the Basse of Ammonites. Instytut Geologiczny. 26 fig., 41 pl., t.XXXVI, p.152-153.

MARCHAND D., 1969 - Les Quenstedtoceras de la zone à Quenstedtoceras lamberti en France. Univ. de Dijon. Thèse de 3e cycle. Sér.Paléontologie n° 18.

MAUBEUGE P.L., 1965 - Le problème des faunes cosmopolites dans le Jurassique Meso-Européen. Absence d'espèces d'Ammonites américaines dans le Jura suisse septentrional. *Bull.Acad.et Soc.Lorraine des Sciences*, *5* (n° IV), 195, p.243-246, 2 pl.

MUNIER-CHALMAS E., 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *Bull. Soc.Géol.Fr.* (3e sér.), *20*, p.170.

ORBIGNY A. d', 1842-1851 - Paléontologie française. Terrains jurassiques. t.I, 642 p., 234 pl.

PALFRAMAN D.F.B., 1969 - Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites. Morphogenetic Evidence in Hecticoceras brightii (Pratt.). Int.Union of Geol.Sci., sér.A, n° 1, Stuttgart 1969, pl.6-8, text.fig. p. 126-154.

ROMAN F., 1938 - Les Ammonites Jurassiques et Crétacées. Essai de Genera. *Masson édit.* Paris, 554 p., 52 pl., 496 fig.

SPATH L.F., 1928 - Revision of the jurassic cephalopod fauna of Kach (Cutch). Part.III Mém. *Geol.Survey of India. Paleontologica Indica. 9*, Mém. n° 2, pl.XX) XLVII, 945 p., 130 pl. Calcutta.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale. Essai de Paléontologie évolutive. *Publ. Univ. de Dijon. Faculté des Sciences 29*, 490 p., Atlas.

TORNQUIST A., 1893 - Fragmente einer Oxford Fauna von Mtarn in Deutsch. Ostafrika nach dem von Dr.Stuhlmann Gesammelten Material. *Wiss.Ant. 10* (2) Hambourg 1893.

WESTERMANN G.E.G., 1964 - Sexual dimorphism and taxonomy in Jurassic Ammonitina : a revision of the Otoitidae (including Sphaeroceratinae). *Geol.Soc.Amer.Spec.Paper, 76*, p.178-170.

WESTERMANN G.E.G., 1969 - Evolution and Taxonomy of Pachyceratidae and Mayaitidae, as suggested by septal patterns (Jurassic, Ammonitina), in International Geological Congress.Report to the 22d session India 1964, part VIII, Proceedings of section 8 Paleontology and Stratigraphy New Delhi 1964, p.1-15.

ZEISS, 1974 - Die Callovien Ammoniten Athiopiens und ihre zoogeographisch Stettung. 1 pl. (37), 3 text.fig. p.269-282. Palaont.Zeil.148, n° 3/4 Stuttgart.

Légende des planches

Pl. I -
fig. 1 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). M.H.N. Bâle J 20605 (x 0,75).

Pl. II -
fig. 1 a-b - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). M.H.N. Bâle J 19555 (x 0,75).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). I.S.T. Lyon 11 631 (x 0,75).

Pl. III -
fig. 1 a-b-c - *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) - forme macroconque (phragmocône) holotype F S Paris, coll. Raspail (x 0,75).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) - forme macroconque (phragmocône). P S Paris, Coll. Raspail (x 0,75).

Pl. IV -
fig. 1 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) - microconque (Adulte). M.H.N. Bâle J 19560 Lectotype (x 1).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque - forme mince (phragmocône). F S Paris (x 1).

fig. 3 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque - forme épaisse (Adulte). I.S.T. Dijon (x 1).

Pl. V -
fig. 1 a-b-c - *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque - forme épaisse (phragmocône). ENSG Nancy n° 119 (x 1).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) microconque - (Adulte) - néotype. I.S.T. Lyon n° 11632 b (x 1).

fig. 3 a-b-c - *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douville) microconque (phragmocône). I.S.T. Lyon n° 11632 a (x 1).

N.B. Tous les échantillons figurés proviennent du niveau H_{1-3} des falaises des Vaches Noires - Villers-sur-Mer (Calvados), et sont déposés (originaux ou moulages) dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon ou dans les Universités indiquées. Les flèches indiquent la fin du phragmocône.

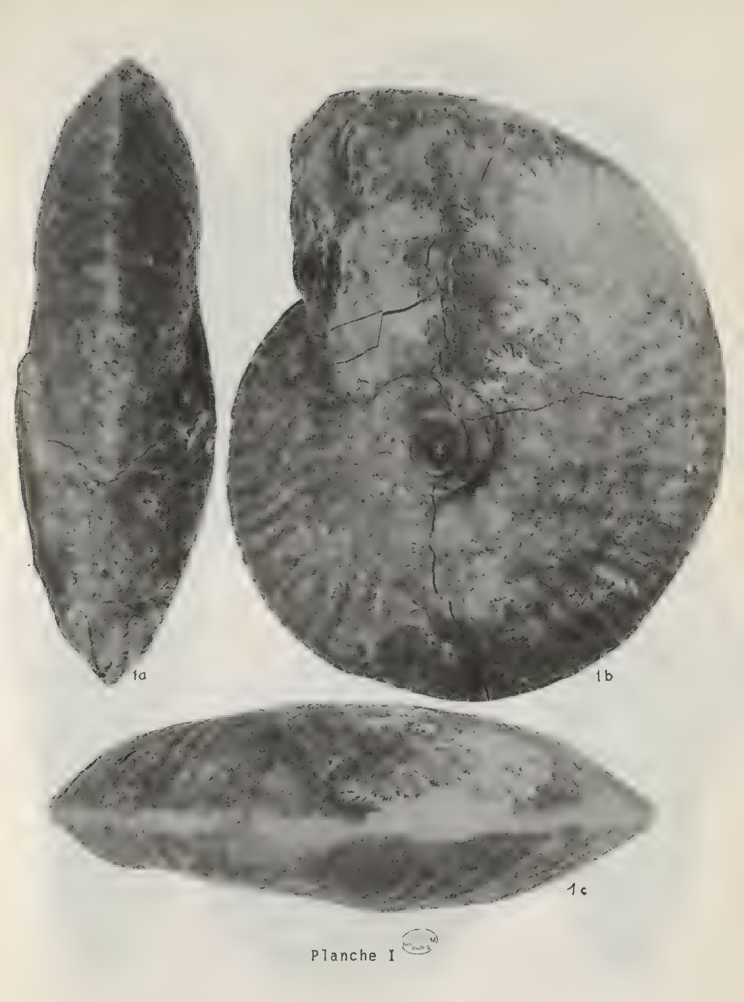


Planche I



Planche II

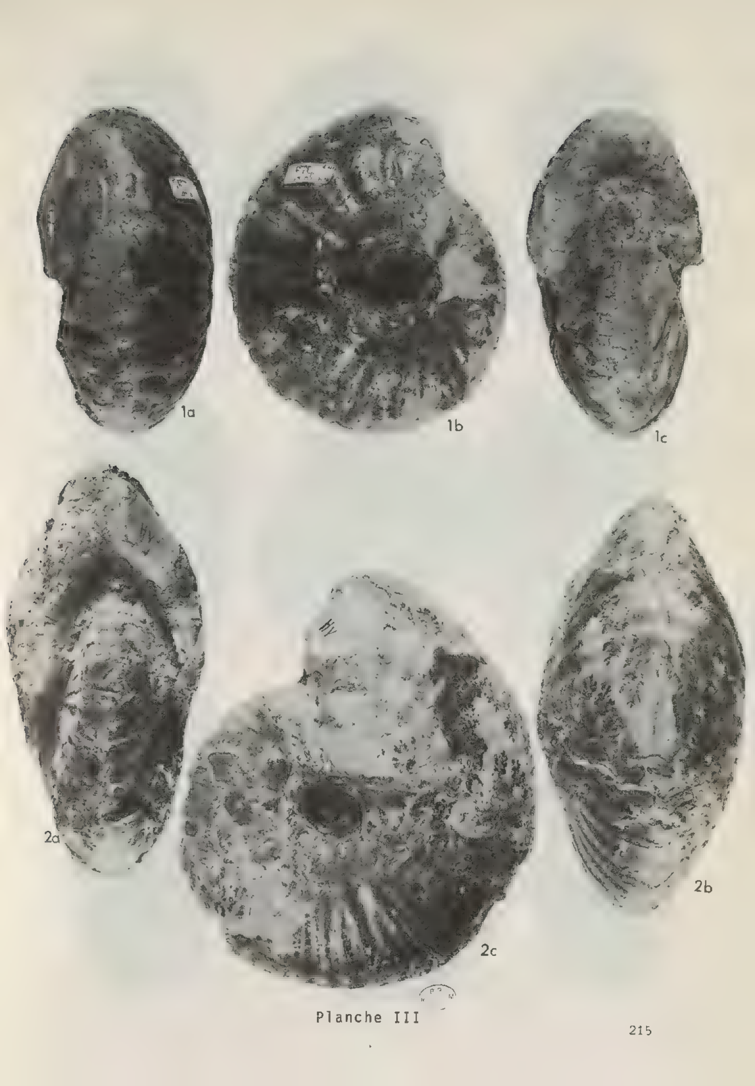


Planche III



Planche IV

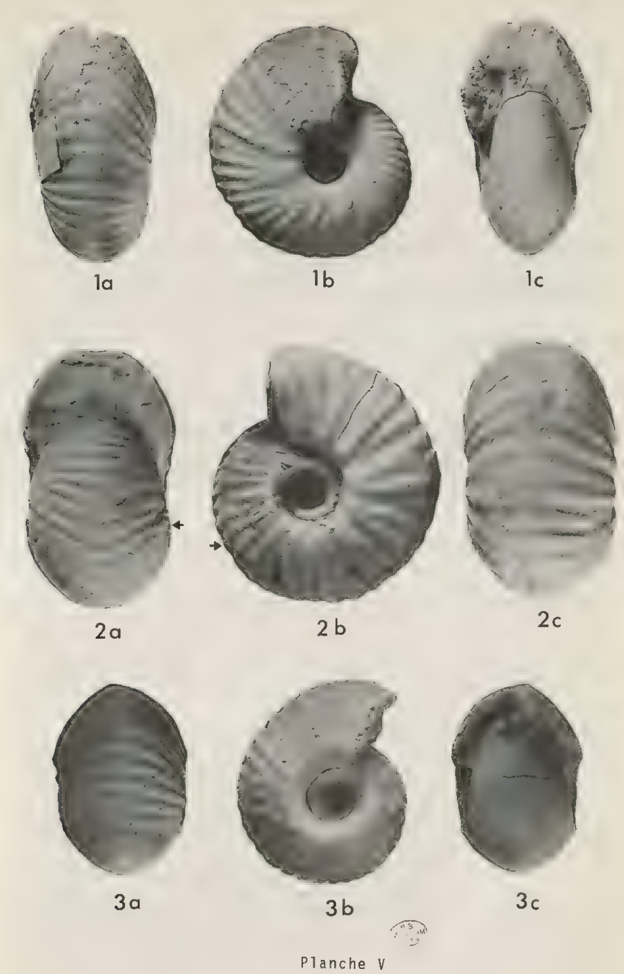


Planche V

SOMMAIRE

Pages

DEUXIEME PARTIE

COMMUNICATIONS PRESENTEES AU TROISIEME CONGRES
DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE
LA ROCHELLE - 16 JUIN 1975

TROISIEME CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

tenu le 16 Juin 1975 à l'Institut Universitaire de Technologie de La Rochelle

DEROULEMENT DU CONGRES

Lundi 16 Juin - Matinée :

Ouverture du Congrès par Monsieur le Professeur J. TARDY, Président de la Société Française de Malacologie.

Communications.

Président de séance : Prof. M. de LARAMBERGUE.

Communications de P. BOUCHET (non publiée), J.P. POINTIER, D. RONDELAUD, J. ZAOUALI, M. LE PENNEC, J. DAGUZAN, J. TARDY.

Après-midi : Communications.

Président de séance : Prof. E. BINDER.

Communications de N. SILBERZAHN, C. FERAL (présentée par P. LE GALL, S. LE GALL et P. LE GALL, B. DELALOI et J. TARDY, D. QUATTRINI et M. FORCARDI, J. LEMAIRE et A. RICHARD.

Le Congrès a été suivi le lendemain par un Colloque de "Malacologie marine appliquée", dont les Actes constituent le volume de la revue "Haliotis".

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 221 - 226

DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS DE *BIOMPHALARIA GLABRATA* (SAY, 1818) MOLLUSQUE VECTEUR DE LA BILHARZIOSE INTESTINALE EN GUADELOUPE (ANTILLES FRANCAISES)

par Jean-Pierre Pointier* et André Delplanque**(1)

RESUME

Une étude de dynamique des peuplements de *Biomphalaria glabrata* Mollusque vecteur de la Bilharziose en Guadeloupe, a été entreprise en 1974. Les prélèvements, effectués à un rythme bimensuel, ont permis d'établir dans deux biotopes lès courbes de croissance et de survie des populations de Mollusques. Une comparaison avec les données déjà obtenues par différents auteurs dans les Antilles montre que dans ces deux biotopes, *B. glabrata* n'est pas dans des conditions optimales de croissance.

FIELD STUDIES ON THE POPULATION DYNAMICS OF *Biomphalaria glabrata* (SAY, 1818), SNAIL VECTOR OF BILHARZIASIS IN GUADALUPE (FRENCH WEST INDIES)

SUMMARY

Field studies on the population dynamics of *Biomphalaria glabrata*, snail vector of bilharziasis in Guadalupe , have permitted to trace the growth and survival curves of two populations. Comparison with some data on the other West Indian Islands shows that *B. glabrata* is not in optimal growth conditions.

Introduction

La liste et la répartition des Mollusques d'eau douce du département de la Guadeloupe ont déjà fait l'objet d'un certain nombre de travaux (Grétillat, 1967 - Floch, 1969 - Pointier, 1974-1976). Parmi

* Ecole Pratique des Hautes Etudes, Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie - 55, rue Buffon - 75005 PARIS

** Station Zoologique de l'INRA, Domaine Duclos - 97170 PETIT-BOURG (Guadeloupe)

(1) Recherches réalisés dans le cadre d'une action concertée de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique - Lutte biologique - Vecteurs - Convention 72 75 0165 - Coordinateur : Pr. Y.J. Golvan.

les 21 espèces répertoriées à ce jour, seul *Biomphalaria glabrata* est vecteur de la Bilharziose à *Schistosoma mansoni*. Ce Mollusque héberge également d'autres Trématodes dont quelques uns ont une action stérilisante sur leur hôte et qui font l'objet de recherches visant à leur utilisation dans un contrôle biologique (Golvan, Combes et Nassi, 1975). De telles méthodes de lutte nécessitent évidemment une connaissance approfondie de l'écologie des Mollusques vecteurs et c'est pourquoi, en 1974 et 1975, des études de dynamique des peuplements ont été entreprises dans les biotopes qui nous paraissaient les plus représentatifs des gîtes à *Biomphalaria glabrata*. Dans deux de ces milieux (Devarieux et Grosse Montagne), l'analyse démographique des cohortes nous a permis de tracer les courbes de croissance et de survie des populations de Mollusques.

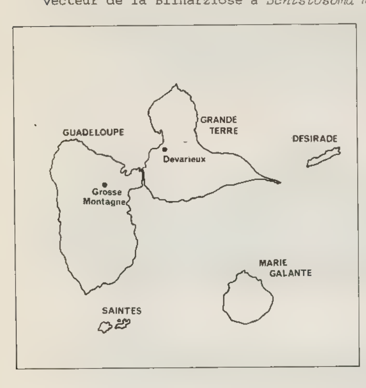


Fig.1 – Situation des Biotopes étudiés

Méthodologie

Le premier gîte situé en Grande Terre (carte fig.1) est constitué par une mare de forme allongée (2 m sur 20 m environ), de profondeur n'excédant pas 30 cm et alimentée par une source. Trois prélèvements sont effectués toutes les deux semaines dans cette mare selon le protocole suivant : un cylindre en tôle délimitant une surface de 1/10 m2 est enfoncé à l'endroit choisi et tous les animaux emprisonnés dans la colonne d'eau ainsi isolée sont prélevés à l'aide d'une passoire fine. Le tri est ensuite effectué au laboratoire. Les résultats présentés sur les graphiques sont la moyenne des trois échantillons.

Le deuxième gîte situé en Basse Terre (ou Guadeloupe proprement dite) est un milieu très particulier puisqu'il s'agit d'une simple flaque d'eau de dimensions réduites (1,5 x 3 m) et alimentée de façon irrégulière par une fuite d'une grosse canalisation amenant l'eau dans une usine (distillerie de Grosse Montagne). Dans cette flaque, les Planorbes n'ont ni concurrents ni prédateurs, mais vivent malgré tout dans de très mauvaises conditions. En effet, les Mollusques ont, d'une part, peu de nourriture disponible et, d'autre part, un milieu aquatique très restreint (un simple film d'eau, alimenté par la fuite, recouvre le biotope). Les prélèvements sont également effectués à un rythme bimensuel ; la surface très réduite et les caractères particuliers de ce microbiotope permettent la récolte de la totalité des animaux. Ceux-ci sont comptés, mesurés puis remis en place.

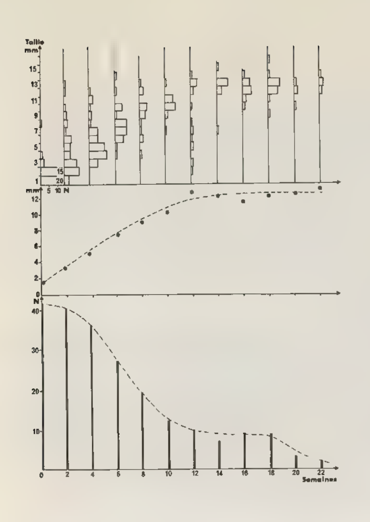


Fig.2 - Mare de Devarieux

En haut - Histogrammes des classes de taille
Au milieu - Courbe de croissance (évolution du mode)
En bas - Courbe de survie.

T = Taille en mm

N = Nombre total de Mollusques.

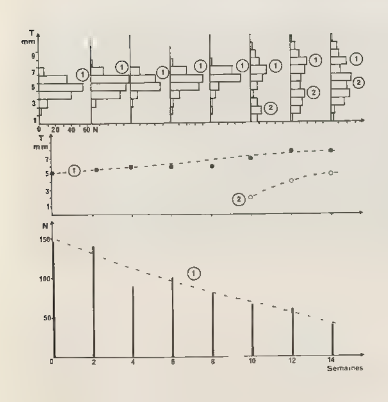


Fig.3 - Flaque à Grosse Montagne
En haut - Histogrammes des classes de taille
Au milieu - Courbe de croissance (évolution du mode des deux générations)
En bas - Courbe de survie de la 1ère génération.

T = Taille en mm

N = Nombre total de Mollusques.

Résultats

1. Mare de Devarieux.

L'analyse des classes de taille (fig.2 en haut) montre, au début des observations la présence d'une forte génération de jeunes. L'évolution du mode des histogrammes au cours des semaines suivantes permet d'établir la courbe de croissance des Mollusques (fig.2 au milieu). La taille maximale qui est atteinte vers le 3ème mois est faible (12 mm) si l'on sait que *B. glabrata* peut atteindre couramment 20 à 25 mm dans certains milieux. Sur le dernier graphique (fig.2 en bas), nous avons représenté l'évolution numérique des Mollusques au cours du temps. On constate que la courbe de survie est concave (comme pour la plupart des populations d'invertébrés), ce qui indique une mortalité plus élevée chez les stades jeunes que chez les stades adultes.

2. Flaque de Grosse Montagne.

L'analyse des classes de taille (fig.3 en haut) montre que la population, au début des observations, est déjà en fin de croissance et les modes des histogrammes évoluent très peu (fig.3 au milieu, courbe I). Par contre, une deuxième génération qui est apparue lors du 6ème prélèvement (10ème semaine) évolue, elle, très rapidement, la taille moyenne des planorbes passant en un mois de 2 à 5 mm. Il est probable qu'ensuite la croissance aurait été beaucoup plus lente et du même type que celle qui a été observée avec la première génération. La courbe de survie de la première génération a une pente faible et n'est pas concave. Ceci est normal puisque la population avait dépassé la stade juvénile lorsque nous avons commencé les prélèvements.

Conclusions

Une comparaison avec quelques données déjà obtenues par différents auteurs dans les Antilles, montre que dans ces deux biotopes, *Biomphalaria glabrata* n'est pas dans des conditions optimales de croissance (fig.4). En effet, on constate que la courbe de croissance observée à Devarieux (courbe 5) est proche de celle qui avait été obtenue par une méthode d'élevage in situ dans un gîte d'altitude de la Guadeloupe en 1973 (courbe 4, Lévêque et Pointier, 1974). A l'époque, cette croissance était une des plus lentes qui ait été observée dans l'île (courbe 2, Lévêque et Pointier, 1974), et à Porto Rico (courbe 1, Ritchie et al., 1963 - courbe 3, Etges et Ritchie, 1971). A Grosse Montagne (courbe 6), la croissance de *B. glabrata* est l'une des plus faibles que nous ayons pu relever et on peut considérer qu'il s'agit là d'un potentiel de croissance voisin du minima. Ce potentiel, qui reflète les très mauvaises conditions du milieu (en particulier la faible épaisseur d'eau), démontre donc les grandes facultés d'adaptation de l'espèce.

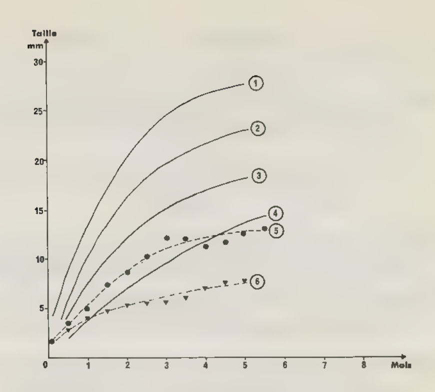


Fig. 4 - Courbes de croissance de *Biomphalaria glabrata*

1. Porto Rico, élevage au laboratoire (Ritchie et al., 1963)
2. Guadeloupe, élevages in situ (Lévêque et Pointier, 1975)
3. Porto Rico, élevages au laboratoire (Etges et Ritchie, 1971)
4. Guadeloupe, élevages in situ (Lévêque et Pointier, 1976)
5. Devarieux, croissance observée dans les conditions naturelles
6. Grosse Montagne, croissance observée dans les conditions naturelles.

Références bibliographiques

ETGES F.J. et RITCHIE L.S., 1971 - Comparative observations on growth rate and reproduction of *Australorbis glabratus* in field and laboratory conditions, *Bull. Org. Mond. Santé, 34,* p.963-966.

FLOCH M.A., 1969 - Campagne prophylactique contre la bilharziose intestinale en Guadeloupe. Données et conditions de réalisation, *Arch. Inst. Pasteur Guad.,* Juil.1969, p.86-91.

GOLVAN Y.J., COMBES C. et NASSI H., 1975 - Castration du Mollusque *Biomphalaria glabrata* par les larves de diverses Trématodes guadeloupéens, *C.R. Acad. Sci.* Paris, Ser. D, *280*, p.1607-1610.

GRETILLAT S., 1967 - Prospection malacologique aux Antilles françaises. Observations sur l'écologie et l'élevage au laboratoire de *Lymnaea cubensis* Pfeiffer, *Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop., n° 2.*

LEVEQUE C. et POINTIER J.P., 1976 - Study of the Growth of *Biomphalaria glabrata* and other Planorbidae in Guadeloupe (West Indies). *Ann. Trop. Med. Parasit. 70* (2), p. 199-204.

POINTIER J.P., 1974 - Faune malacologique dulçaquicole de l'île de la Guadeloupe (Antilles françaises), *Bull. Mus. Hist. Nat.* Paris, Sér. 3 *(235),* p. 905-933, 16 fig., 3 pl.

POINTIER J.P., (sous presse) - Répartition locale et biogéographie des Mollusques dulçaquicoles de la Guadeloupe (Antilles françaises). *Mal. Rev., 9,* p. 85-103.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 227-232

LE CONTROLE BIOLOGIQUE PAR PREDATION DES POPULATIONS DE *LYMNAEA (GALBA) TRUNCATULA* MÜLLER
TECHNIQUE D'ELEVAGE DE QUELQUES MOLLUSQUES ZONITINAE

par Daniel Rondelaud *

RESUME

Description d'une technique à base de foie-salade pour l'élevage de Mollusques prédateurs : *Zonitoides nitidus* Müller et *Oxychilus draparnaudi* Beck. La croissance des Mollusques est très rapide (4 - 4,5 mois) ; l'adaptation au régime malacophage est beaucoup plus rapide que pour des Mollusques prélevés dans la nature. Cette technique peut s'appliquer à tous les Mollusques Zonitinae.

THE BIOLOGICAL CONTROL BY PREDATORY EFFECT FOR POPULATIONS OF *Lymnaea (Galba) truncatula* MÜLLER
BREEDING TECHNICS FOR SOME ZONITINAE MOLLUSCS

SUMMARY

Description of a method using liver-salad for the breeding of predatory snails : *Zonitoides nitidus* Müller and *Oxychilus draparnaudi* Beck. The growth of snails is very fast (4 - 4,5 months) ; adaptation to snail-diet is faster than the adaptation of snails collected in field . This method can be applied to all Zonitinae snails.

L'extension de la plupart des espèces animales est freinée naturellement par la présence de prédateurs plus ou moins spécifiques. L'homme s'est déjà servi de ces derniers pour pratiquer le contrôle des Insectes nuisibles aux plantes alimentaires. Ce contrôle biologique (Wautier, 1974) implique au départ une connaissance parfaite de la biologie proies-prédateurs afin d'obtenir une prédation maximale.

---

* Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences - 87060 Limoges, et Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie, Faculté de Médecine - 87032 Limoges

L'auteur exprime sa gratitude à MM. les Dr. Chevallier et Riedel, qui ont bien voulu déterminer ces Mollusques.

La Limnée tronquée (*Lymnaea (Galba) truncatula*) est l'hôte intermédiaire des formes larvaires de *Fasciola hepatica* L. L'amphibiose du Mollusque rend difficile son élimination. Nos recherches ont porté en premier lieu sur le contrôle biologique des Limnées en milieu terrestre. Le présent travail se propose donc :

- de résumer les résultats déjà obtenus avec l'emploi d'un Mollusque Zonitinae (*Zonitoides nitidus* Müller).

- de décrire la technique d'élevage de ces prédateurs ainsi que les résultats obtenus.

1. Résultats antérieurs (Rondelaud, 1975 a et b).

Zonitoides nitidus se rencontre dans toutes les prairies marécageuses du Nord-Ouest du Limousin. Ce prédateur consomme les Limnées tronquées dans les rigoles de drainage en voie d'assèchement : cette action est maximale dans les 15 jours qui suivent la disparition de l'eau de ruissellement des rigoles. La consommation de la proie est complète et dans 10 % des cas, la coquille de la Limnée est brisée. Il suffit donc de prolonger l'humidité des rigoles pour obtenir une prédation maximale : ainsi une couverture d'herbe provenant de la fauche de la prairie avoisinante concentre les prédateurs dans les rigoles et prolonge la durée normale de prédation. Cette méthode permet d'éliminer à 90 % les Limnées tronquées. Ce procédé est utilisé à l'heure actuelle avec succès dans 3 exploitations limousines.

L'emploi de ce prédateur est cependant limité :

- par son manque de sélectivité. Dans les conditions naturelles ou au laboratoire, le prédateur, après sa phase "Limnées", consomme tous les *Pisidium* qui apparaissent au fur et à mesure de la formation des fentes de rétraction dans le sol.

- par la possibilité d'une nutrition végétale. Contrairement à la conception de Frömming (1962), l'espèce est omnivore et la présence de nourriture végétale provoque une diminution de 30 à 40 % du nombre de proies consommées. Ce point est mineur.

- par la taille des Limnées consommées : en effet les pontes sont délaissées de même que les Limnées de hauteur supérieure à 8 mm. Ainsi en Limousin les individus les plus grands de l'espèce, souvent parasités (Rondelaud et Vincent, 1973), échappent à la prédation.

Il faut également adapter notre méthode dans les habitats à *Galba* situés sur sol calcaire : la hauteur des Limnées y est plus grande qu'en Limousin et atteint souvent 12 mm (Vareille-Morel et Rondelaud, 1972). La présence de ces Limnées impose donc l'emploi d'un autre Zonitinae de taille supérieure (12 - 15 mm de diamètre pour un adulte): *Oxychilus draparnaudi* Beck ; ce Mollusque est déjà connu depuis longtemps pour son régime omnivore (Boycott, 1934). L'emploi isolé de cette espèce ou en association avec *Zonitoides* fait l'objet de nos recherches actuelles.

Il faut cependant souligner deux avantages :

- le cannibalisme des prédateurs lorsque les proies manquent dans les habitats en estivation. Ce phénomène est surtout net dans

les rigoles dépourvues de *Pisidium*. Il s'ensuit une auto-limitation de la population de *Zonitoides*.

- l'interruption du cycle parasitaire : l'examen histologique de prédateurs ayant consommé des Limnées infestées à maturité ou non s'est toujours révélé négatif.

L'extension de cette méthode implique une technique d'élevage standard en vue d'obtenir une production intensive.

II. Méthode d'élevage

Les deux espèces de Zonitinae indiquées précédemment ont été élevées à l'aide de cette technique qui requiert un minimum d'entretien.

Les individus sont élevés dans des bacs standard (surface : 0,28 m2) à fond argilo-vaseux. Chaque récipient comprend :

- une aire de circulation avec fentes de retrait et abris divers
- une aire de gîtes avec terreau et feuilles de Châtaignier dans le cas d'*Oxychilus*, feuilles et mousses dans le cas de *Zonitoides*.

La photophase - facultative - est de 12 heures diurnes, la température de 20 $\pm$ 1°C et l'humidité relative de 80 %. *Zonitoides* est un animal-test sensible vis-à-vis de ce dernier facteur, car un excès d'humidité fait monter les animaux sur les parois.

Deux fois par mois, l'aire de circulation des bacs est lavée afin d'éliminer l'effet toxique des fèces.

La nourriture consiste en fragments de salade et de foie de porc renouvelés 1 à 2 fois par semaine. Dans ces conditions, pontes et croissance des jeunes sont assurées.

III. Résultats et interprétation

1. Caractéristiques de l'alimentation avec le foie.

Les deux espèces de Mollusques étudiés lèchent les sécrétions qui s'écoulent du foie. Cependant *Oxychilus draparnaudi* semble aussi être hépatophage.

Zonitoides nitidus ne tolère que du foie frais et s'en écarte dès qu'il se corrompt. Cet inconvénient est nul avec *Oxychilus draparnaudi* : un fragment de foie de 3 g disparaît en 48 heures, ceci avec un groupe de 120 - 150 Mollusques adultes.

Nous n'avons pas noté de réactions interspécifiques avec une alimentation commune aux deux espèces.

2. Croissance des prédateurs.

Les résultats sont résumés dans la figure 1. La croissance des deux espèces présente une pente régulière et diminue légèrement après la ponte obtenue en 4 mois environ.

La quantité d'individus obtenue par bac est élevée chez *Oxychilus* (132 à 150), plus faible chez *Zonitoides* (50 à 60).

3. Passage au régime malacophage.

Il est intéressant de connaître le comportement des deux types de Mollusques provenant de ce type d'élevage lorsqu'ils sont placés en présence de Limnées. Pour cela, des exemplaires adultes des 2 espèces sont placés isolément en présence de Limnées tronquées de même type dans des boîtes de Pétri de 10 cm de diamètre sur sédiment sablo-vaseux ; ces récipients sont ensuite soumis aux conditions standard du laboratoire citées plus haut. Les Limnées consommées sont remplacées par des individus vivants de même taille et le décompte des proies consommées est journalier.

Nous avons rassemblé dans la figure 2 les résultats provenant de prédateurs recueillis dans leur milieu naturel et d'exemplaires provenant d'élevage. Les points suivants peuvent être retenus :

- pour *Oxychilus draparnaudi*, le temps de latence est beaucoup plus réduit pour les animaux provenant d'élevage (2 jours) que pour les individus récoltés dans les conditions naturelles. Cependant, il persiste toujours quelques individus à temps de latence long.

Le temps de latence correspond au temps mis par l'animal pour consommer des Mollusques depuis le départ de l'expérience.

- pour *Zonitoides nitidus*, on note une légère réduction du temps de latence en faveur des individus provenant d'élevage.

4. Comportement des prédateurs en l'absence de proies.

Nos observations montrent qu'en Limousin, *Zonitoides*, après avoir pondu, se détruit par cannibalisme au cours de l'été. Les expériences de laboratoire ont montré que les deux espèces se tolèrent tant qu'il existe des proies, puis qu'il existe une élimination inter et intra-spécifique, le seul facteur guide étant la taille du cannibale vis-à-vis de ses congénères.

IV. Discussion

La destruction des Limnées tronquées dans leurs habitats situés sur sol calcaire exige l'association des deux types de Mollusques étudiés précédemment.

L'absence de Mollusques prédateurs dans la plupart de ces habitats impose la nécessité d'un système de production intensive de ces espèces. L'élevage en milieu ouvert et à base de foie-salade répond à cet objectif et permet :

- une bonne croissance des Mollusques avec ponte de ceux-ci en 4 - 4,5 mois. Rappelons que dans la nature, *Oxychilus draparnaudi* et *Zonitoides nitidus* mettent 12 à 15 mois pour devenir adultes (Germain, 1930).

- une adaptation plus rapide lorsque l'animal passe au régime malacophage.

Il est possible d'étendre cette technique d'élevage à tous les Zonitinae omnivores, ainsi à *Aegopinella pura* Alder prédateur de *Cionella lubrica* Müller (Badie et coll., 1974).

Références bibliographiques

BADIE A., MOREL-VAREILLE C., RONDELAUD D. et SOURIE R., 1974 - Recherches écologiques sur les Pulmonés vecteurs de distomatoses en Limousin, *93ème Congr. AFAAS*, Limoges, 1974.

BOYCOTT A.E., 1934 - The habitats of land Mollusca in Britain, *J.Ecol.*, *22*, p.1-38.

FROMMING E., 1962 - Das Verhalten unserer Schnecken zu den Pflanzen ihrer Umgebung, *Duncker et Humblot*, Berlin, 348 p.

GERMAIN L., 1930 - Faune de France. - *21*. Mollusques terrestres et fluviatiles. *Lechevalier édit.*, Paris, 477 p. + pl.

RONDELAUD D., 1975 a - La prédation de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller par *Zonitoides nitidus*, moyen de lutte biologique, *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, *50*, p.55-61.

RONDELAUD D., 1975 b - Contribution à l'étude expérimentale de la prédation de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller par *Zonitoïdes nitidus* Müller (Mollusques Gastéropodes Pulmonés), *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 50, p.275-286.

RONDELAUD D. et VINCENT M., 1973 - Les effets du parasitisme sur la croissance de *Galba truncatula* Müller en Limousin, *C.R. Soc. Biol.*, *167*, p.736-738.

VAREILLE-MOREL C. et RONDELAUD D., 1972 - Premières études des biotopes à *Galba truncatula* Müller dans le Nord-Ouest du Limousin, *Revue Méd. Vét.*, *123*, p.1265-1272.

WAUTIER J., 1974 - Le contrôle des populations de Mollusques, hôtes intermédiaires de Trématodes et l'environnement, *Bull. Ecol.*, *5*, p.339-350.

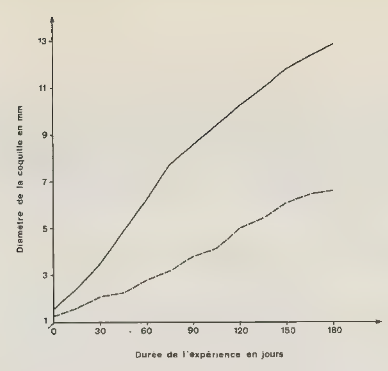


Fig. 1 : La croissance moyenne de *Zonitoides nitidus* (- - - - -) et d'*Oxychilus draparnaudi* (————) en élevage au laboratoire. Mesures effectuées sur 80 Mollusques par relevé.

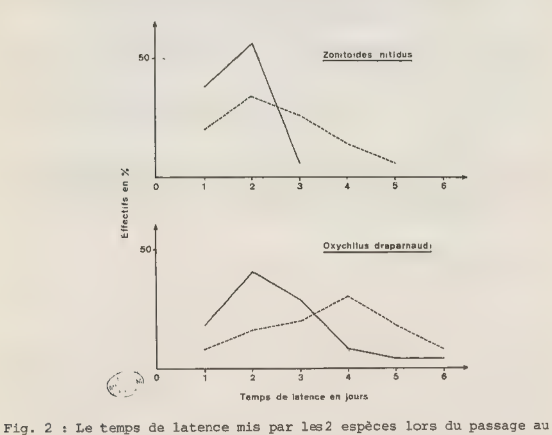


Fig. 2 : Le temps de latence mis par les 2 espèces lors du passage au régime molluscophage
- - - - : prédateurs recueillis dans les conditions naturelles (août 1974) ; ———— : prédateurs nés en élevage au laboratoire.
Dans les deux cas, l'expérience a porté sur 50 Mollusques de chaque espèce.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 233-239

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA MALACOFAUNE QUATERNAIRE DE L'OUED EL AKARIT (SUD TUNISIEN)

par Jeanne Zaouali*

RESUME

L'analyse de l'ensemble des données statistiques recueillies sur une population fossile du Bivalve *Cerastoderma* de la région Sud Tunisienne de l'oued El Akarit permet de montrer une forte influence marine sur ce biotope lagunaire et l'appartenance des individus étudiés à l'espèce *Cerastoderma glaucum*.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE QUATERNARY MALACOFAUNA OF THE OUED EL AKARIT (SOUTH TUNISIA)

SUMMARY

Analysis of the statistical values collected from a fossil population of the Bivalvia *Cerastoderma* in the southern region of Oued El Akarit has enabled us to point out a large marine influence in this laggonary zone and the belonging of these cockles to the species *Cerastoderma glaucum*.

Introduction

La malacofaune étudiée provient d'une couche fossilifère située sur le flanc nord de l'Oued El Akarit à l'altitude de 12 m et à une distance d'un kilomètre du littoral du golfe de Gabès (partie centrale). Le gisement intercalé entre trois zones archéologiques peut être, dans une certaine mesure, daté par elles. Il serait postérieur à l'époque de l'industrie moustérienne, à peu près contemporain de l'industrie ibéromaurusienne et, enfin, antérieur à l'époque de l'industrie néolithique. En effet, des datations au carbone 14 donnent pour les industries moustériennes et ibéromaurusiennes des âges compris entre 22500 et 28000 ans A C et 8000 et 9500 ans A C, alors que la datation des coquilles permet de leur attribuer un âge compris entre 8000 et 8400 ans A C (Page, 1972).

---

* Section halieutique : Institut National Agronomique de Tunis, Tunisie.

Le gisement est essentiellement composé d'une couche formée par le Bivalve *Cerastoderma* emballé dans un sédiment sablo-gypseux gris beige très pulvérulent. L'analyse détaillée des individus récoltés a porté sur les caractères qualitatifs et quantitatifs les plus fréquemment cités pour les diagnoses des différentes espèces ou variétés de *Cerastoderma*.A l'examen de ces données, nous avons ajouté celui des caractères permettant de connaître les conditions de fossilisation.

Résultats

Notre étude a été menée selon les méthodes statistiques classiques et avec l'aide d'un ordinateur Hewlett-Packard 9866-A-Printer : analyse de variance à 1 facteur, test du chi deux et coefficient de corrélation et analyse en composantes principales. Elle nous a permis de mettre en évidence les résultats suivants :

I. Longueur (diamètre antéro-postérieur) :

La longueur moyenne des valves est de 24,85 mm (écart-type : 6,19). La grande dispersion des valeurs, de 4 à 42 mm, montre la présence de l'ensemble des classes d'âge. Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec ceux trouvés pour une population actuelle récoltée dans la région proche de Bou Grara située dans la partie Sud du golfe (Zaouali, 1974), où l'on remarque une répartition identique (individus de 4 à 40 mm de longueur) avec une valeur moyenne de la variable très voisine : 24,88 mm.

II. Hauteur (diamètre umbono-ventral) :

La hauteur moyenne est de 21,27 mm, l'écart-type est de 5,05. La population de Bou Grara dont la hauteur moyenne est de 21,52 mm montre, cette fois encore, une grande similitude avec le peuplement de l'Oued El Akarit.

III. Hauteur du crochet :

Nous nous sommes reportés à la valeur relative de cette dimension par rapport à la hauteur de la valve. Pour 200 valves mesurées, nous avons trouvé des valeurs oscillant entre 1/5 (crochet haut) et 1/10 (crochet bas) de la hauteur totale. La valeur moyenne du rapport est de 1/8.

IV. Nombre de côtes :

Il oscille entre 20 et 26 avec une valeur moyenne de 22,97 et un écart-type de 0,50. Ce chiffre est légèrement supérieur à celui enregistré pour les individus vivants dans la zone lagunaire de Bou Grara (21,0). Il ne présente pas, par contre, de différences significatives avec celui trouvé (22,7) pour la population de la zone sub-lagunaire de la plage actuelle de la Skhrira située dans la partie Nord du Golfe de Gabès. Si, comme nous l'avons montré dans un travail sur l'ensemble des *Cerastoderma* récoltés dans les zones lagunaires et sub-lagunaires de la Tunisie (Zaouali, 1974), il est possible de considérer que le nombre de côtes est directement influencé par la pro-

ximité marine et qu'il est d'autant plus grand que l'influence de la mer est plus directe, nous pouvons donc penser que le gisement était situé dans une zone très proche du rivage marin.

V. Nombre d'accidents de croissance :

Les valeurs enregistrées ne présentent, en général, qu'un intérêt relatif, car si leur nombre dépend le plus souvent de l'âge de l'individu cela n'est pas toujours vrai. Orton (1926) a montré qu'une immersion prolongée peut provoquer la formation d'une strie surnuméraire, or de tels accidents sont fréquents chez un Mollusque vivant sous une très faible épaisseur d'eau. Le nombre de ces accidents peut cependant donner une indication sur les conditions de vie moyennes de l'ensemble de la population. Dans le cas présent leur nombre est relativement faible et plusieurs coquilles de 40 mm de longueur n'en comptent qu'un seul. Ceci pourrait être dû, plutôt qu'à une croissance très rapide, à une absence d'arrêt annuel de croissance sous un climat sans oscillations thermiques annuelles très marquées.

Sur 100 valves portant des stries, 46 en portent une, 36 en portent deux, 12 en portent trois et 6 en portent quatre. Ces chiffres sont très voisins de ceux enregistrés à Bou Grara (une strie : 40 %, deux stries : 30 %, trois stries : 20 %, quatre stries : 10 %). Il semble donc possible de conclure que l'âge maximum de la population n'excède pas quatre ans et que la majorité des individus présents dans le gisement n'a pas atteint l'âge de trois ans.

VI. Allure des valves :

10 % des valves examinées sont très dissymétriques (partie postérieure très étirée), 50 % sont légèrement dissymétriques, 40 % sont symétriques. Parmi ces dernières 10 % ont une allure particulière due à leurs côtes étalées en éventail, ces coquilles, par leur aspect extérieur, rappellent beaucoup *Arca diluvii*.

VII. Epaisseur des coquilles :

Cette appréciation a été faite de façon qualitative par l'intermédiaire du calcul du "cardium-index" selon la méthode de van Straaten (1975). Il est en effet difficile de mesurer l'épaisseur d'un test car celle-ci varie selon les points considérés, ce qui rend impossible la standardisation des mesures. Qualitativement, nous avons pu, en nous référant à la fragilité des coquilles, montrer que 75 % d'entre elles avaient un test mince. Le "cardium-index" qui peut donner des indications non seulement sur l'épaisseur des valves mais aussi sur leur degré de dissymétrie correspond au poids moyen des coquilles de 20 mm de longueur. Sa valeur est de 0,48, chiffre très proche de celui trouvé à Bou Grara : 0,50.

VIII. Aspect des côtes médianes :

83 % des valves ont des côtes larges, 12 % ont des côtes fines, 5 % ont des côtes très larges. On constate d'autre part que 50 % de ces côtes ont une forme aplatie et que 48 % sont au contraire de forme arrondie.

IX. Aspect des intervalles entre les côtes :

80 % des coquilles présentent des espaces étroits entre les côtes, 13 % des intervalles de dimension égale à celle des côtes, 7 % des intervalles plus larges.

X. Conditions de fossilisation :

Le pourcentage relativement élevé de valves jointes et restées en position de vie - (45 %) et le très faible pourcentage de coquilles brisées (5 %) montrent que la fossilisation s'est vraisemblablement faite in situ. De telles conditions peuvent être expliquées soit par un très brusque retrait de l'eau, soit par une élévation brutale du gisement. L'ensemble des observations faites dans cette zone et notamment la présence d'une falaise en bordure de la plage actuelle nous fait pencher vers la seconde hypothèse.

XI. Etude statistique du nombre de côtes en fonction des différentes variables (analyse de variance à un facteur et test de chi deux) (1) :

-Etude n° 1 : rapport entre le nombre de côtes et la largeur des intervalles les séparant. Les différences trouvées sont très hautement significatives (F = 7,5231 avec 1 et 69 degrés de liberté). Elles montrent que, de façon en apparence paradoxale, les individus possédant le plus grand nombre de côtes sont ceux qui présentent entre ces côtes les plus larges intervalles.

-Etude n° 2 : rapport entre le nombre de côtes et la largeur de ces côtes. A l'inverse de ce qui a été trouvé précédemment les différences ne sont pas significatives (F = 0,2255).

-Etude n° 3 : rapport entre le nombre de côtes et l'allure de ces côtes. Les différences sont significatives. Les individus aux côtes arrondies possèdent un plus grand nombre de côtes que ceux qui ont les côtes plates (F = 6,1580).

-Etude n° 4 : rapport entre le nombre de côtes et l'allure de la coquille. Les différences sont très hautement significatives (F = 11,5728). Les individus qui possèdent le plus petit nombre de côtes sont ceux dont la coquille est la plus dissymétrique.

XII. Relation entre la largeur des côtes et leur allure (test du chi deux) :

Il n'a pas été possible de mettre en évidence dans l'échantillon étudié une relation entre la largeur des côtes et le fait d'être plates ou arrondies. La valeur trouvée : 1,2365 (1 D.L.) n'est pas significative pour le risque de 5 %.

---

(1) Les valeurs trouvées ne sont pas reproduites pour ne pas alourdir l'exposé.

XIII. Coefficient de corrélation longueur-hauteur et ligne de régression :

La corrélation est forte (r = 0,96) et positive. La ligne de régression de y en x correspond à l'équation : y = 1,401 x 0,8433.

Ceci revient à dire que l'échantillon étudié présente une croissance allométrique de la longueur par rapport à la hauteur.

XIV. Analyse en composantes principales (1) :

L'analyse portant sur 43 échantillons a été effectuée sur les quatre variables suivantes (2) : longueur, hauteur, nombre de côtes et hauteur relative du crochet.

Cette analyse ne permet pas de mettre en évidence des populations nettement séparées. En d'autres termes, la population étudiée est relativement homogène. Il est cependant possible de constater la présence de quatre "sous-populations" imbriquées deux à deux. Celles-ci regroupent, d'une part, les individus au nombre de côtes faible pour une faible hauteur de la valve et les individus au nombre de côtes fort pour une forte hauteur (Fig. 1) et, d'autre part, les individus ayant une petit crochet pour une longueur forte de la valve et ceux ayant un crochet élevé pour une longueur faible (Fig. 2).

Conclusions :

I. Morphologie et diagnose :

Les caractères les plus fréquemment rencontrés sont les suivants : valves dissymétriques, test mince, crochet bas, côtes médianes larges séparées par des intervalles étroits, nombre moyen de côtes de 23, longueur moyenne de 25 mm et hauteur moyenne de 21,5 mm.

L'examen de ces données et leur comparaison avec celles fournies par Mars (1951) pour les diagnoses de *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* montrent l'ambiguité de leur filiation spécifique. Ces coquilles possèdent en effet, à la fois des caractères de *C. edule* (80 des valves ont des côtes larges séparées par des intervalles étroits et 20 % des côtes médianes sont aplaties) et de *C. glaucum* (48 des valves ont des côtes arrondies et toutes présentent un bord postérieur rectiligne, caractère spécifique selon Boyden (1971).

En définitive l'ensemble des observations faites ne permet pas de trancher de façon nette le problème de la diagnose. Cependant, l'absence de crénulation sur la partie postérieure des valves et l'allure assez nettement allométrique de la croissance des coquilles laissent penser qu'il n'est pas impossible d'intégrer cette population à l'ensemble *glaucum*.

---

(1) Je remercie Monsieur Francillon, Maître de conférences à l'INAT qui a bien voulu m'aider à faire ce travail statistique.

(2) Les autres variables examinées n'ont pas donné de regroupements possibles.

II. Conditions de vie :

Le large étalement des données concernant les dimensions des valves et l'allure du polygone de fréquence des longueurs où la médiane et la moyenne sont pratiquement confondues indiquent un milieu favorable à une croissance normale.

La taille moyenne des coquilles récoltées coïncidant avec celles des individus vivant à l'heure actuelle dans le milieu lagunaire de Bou Grara permet de mettre en parallèle les conditions de vie dans ces deux milieux. Le nombre moyen de côtes relativement élevé montre une prépondérance de l'influence des eaux marines, phénomène corroboré par la valeur relativement forte du "*cardium-index*".

III. Conditions de fossilisation :

La présence de nombreuses coquilles aux deux valves jointes indique que les zones de thanatocoenose et de biocoenose sont pratiquement confondues (absence de transport).

L'altitude de 12 mètres de ce gisement auquel les datations au C 14 permettent d'attribuer un âge flandrien met en évidence sa brusque soustraction à l'influence marine par un soulèvement d'environ 10 mètres de cette région du golfe de Gabès.

Références bibliographiques

BOYDEN C.R., 1971 - A note on the nomenclature of two european cokles, *Zool. J. Linn. Soc.*, *50*, p.307-310.

MARS P., 1951 - Essai d'interprétation des formes généralement groupées sous le nom de *Cardium edule* L. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, *11*, p.1-31.

ORTON J.H., 1926 - On the rate of growth of *Cardium edule*, Part 1, Experimental observations, *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, *14*, p.239-279.

PAGE W.D., 1972 - The geological setting of the archaeological site at oued El Akarit and the paleoclimatic significance of gypsum soils, southern Tuninia, Thèse, Université du Colorado, 111 p.

VAN STRAATEN L.M., 1957 - The excavation at Velsen, the holocene deposits, *Verlandelinger Kon. Ned. Geol. Mijebouw*, XII, *2*, p.159-183.

ZAOUALI J., 1974 - Les peuplements malacologiques dans les biocoenoses lagunaires tunisiennes. Etude de la biologie de l'espèce pionnière *Cerastoderma glaucum* Poiret, Thèse doctorat d'Etat, Université de Caen, 345 p.

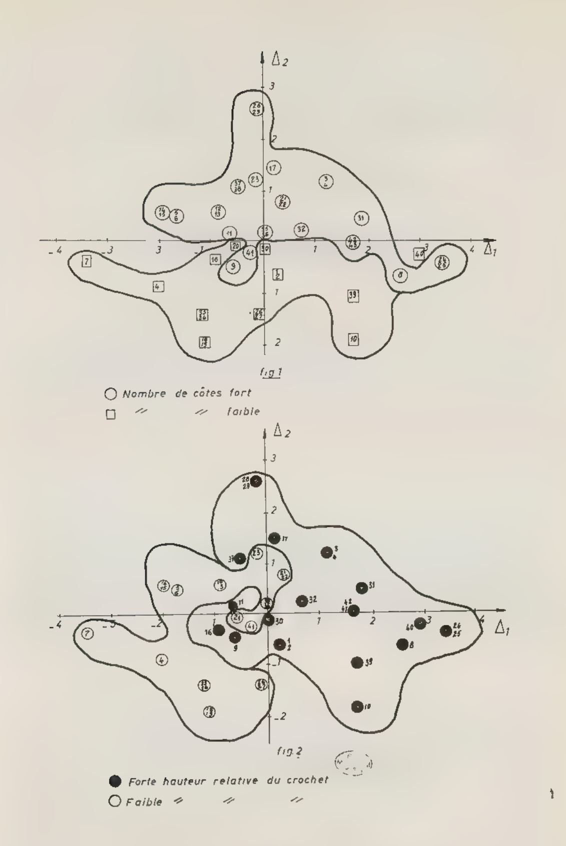


Fig. 1 et 2 - *Cerastoderma* fossiles de l'Oued El Akarit : analyse en composantes principales (explications dans le texte).

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 241-245

MORPHOGENESE DE LA COQUILLE D'*ANOMIA EPHIPPIUM* (LMK) ELEVEE AU LABORATOIRE

par Marcel Le Pennec*

SHELL MORPHOGENESIS OF *Anomia ephippium* (LMK)
BRED IN LABORATORY

SUMMARY

The complex transformations of the shell (especially the hinge) of *Anomia ephippium*, in experimental breeding, are observed in detail by means of a Scanning Electron Microscope.

Introduction

Le genre *Anomia*, très cosmopolite, a fait l'objet de nombreux travaux, autant en Europe qu'aux Etats-Unis d'Amérique. Mais, mis à part Bernard (1895-96), Ranson et Desjardins (1941-42), ces différentes études ne donnent que des notions fragmentaires sur le développement de la coquille larvaire. Notre but est de donner une idée plus complète des transformation morphologiques subies par la prodissoconque et la dissoconque, et en particulier, de l'évolution de la charnière et du ligament.

Résultats

Morphogénèse de la coquille.

Nous avons réalisé des élevages à une température de 20 ± 10°C à partir de géniteurs récoltés par dragages en rade de Brest.

Le tableau suivant (illustré par la planche I) traduit la croissance des larves. Les chiffres indiqués sont des moyennes, en microns, obtenues à partir d'un échantillon de 50 larves. La longueur de la coquille est donnée avant la hauteur.

---

* Laboratoire de Zoologie, Université de Bretagne Occidentale, 29200 Brest.

Nbre de jours	Valve gauche	Valve droite	Observations
1,5	70 x 60	70 x 60	Prodissoconque
5	100 x 90	100 x 90	Naissance de l'umbo
8	110 x 100	110 x 100	Umbo proéminent
22	170 x 170	170 x 170	Pédivéligère
22 - 24	180 x 180	180 x 180	Métamorphose
25	250 x 250	180 x 190	Dissoconque
30	400 x 360	300 x 300	"
35	540 x 500	460 x 420	Dissoconque fixée

Morphogénèse de la charnière.

Très rapidement se constituent un plateau cardinal et des crénelures le long du bord dorsal. Ainsi la prodissoconque de 80 µ possède sur chaque valve une vingtaine de crénelures. Ceci permet de différencier dès le troisième jour *Anomia ephippium* d'*Anomia patelliformis* qui n'en possède que 10 (Ranson, 1941). Sur la valve gauche, deux crénelures importantes, de forme carrée, occupent les extrémités de la charnière. Sur la valve droite on retrouve le symétrique mais la dernière crénelure est de forme triangulaire (planche II, fig. 1 et 2).

Sous la poussée de l'umbo, la véligère de 110 µ, a une valve gauche bombée. Cependant, le plateau cardinal reste parfaitement rectiligne, mince dans sa partie médiane, élargi aux extrémités du fait de l'augmentation de volume des deux crénelures terminales (planche II, fig. 3 et 4). La valve droite reste plane.

C'est lors de la métamorphose, vers 180 µ que se forme sur chacune des valves, au sein du plateau cardinal, une fossette ligamentaire identique à celle des Pectinidae (Le Pennec, 1974) (planche II, fig. 5 et 6). Sur la valve droite, elle forme une légère dépression. Sur la valve gauche, elle est plus importante et semble se juxtaposer au plateau cardinal.

A 220 µ, il ne reste plus que deux grandes crénelures sur la valve gauche. Les deux extrêmes ayant été englobés par les bords latéraux de la coquille qui entourent de plus en plus l'umbo, (planche II, fig. 7 et 8).

A 300 µ, les crénelures ont pratiquement disparu. La fossette ligamentaire de la valve gauche occupe une place importante. Par contre, sur la valve droite, le bord droit du plateau cardinal grandit dans une direction nouvelle, perpendiculaire au plan de la coquille. Cette partie va donner naissance au cuilleron. Sur cette même valve droite, l'échancrure byssale remonte en direction du bord dorsal (planche II, fig.9 et 10).

A 2000 µ, la morphogénèse de la charnière est achevée. La valve gauche montre à proximité du bord dorsal une fossette ligamentaire al-

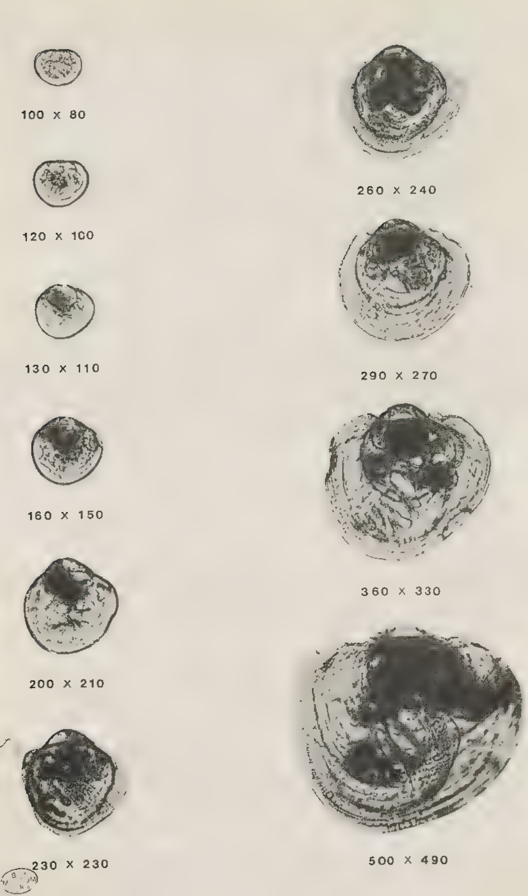


Planche I. Explications dans le texte

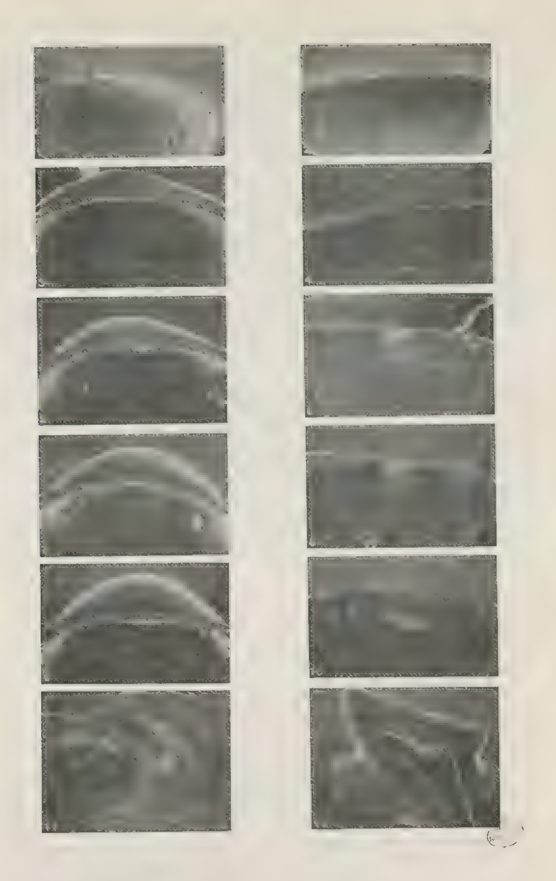


Planche II. Explications dans le texte



Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 247-253

VARIATIONS DE L'EXCRETION AZOTEE ET DE LA TENEUR EN EAU EN FONCTION DE L'AGE, DU SEXE ET DE DIVERS FACTEURS ECOLOGIQUES CHEZ LES *LITTORINIDAE* ARMORICAINS (MOLLUSQUES GASTEROPODES PROSOBRANCHES)

par Jacques Daguzan*(1)

RESUME

L'excrétion azotée et le métabolisme hydrique, chez les *Littorinidae*, varient qualitativement et quantitativement surtout en fonction du cycle de la marée et de la teneur en eau des tissus des individus de l'espèce considérée. De plus, certains facteurs biotiques (âge, sexe) ou abiotiques (durée d'exondation, cycle saisonnier, photopériodisme, nature de l'habitat) peuvent entraîner des modifications plus ou moins importantes de l'excrétion.

CHANGES OF NITROGENOUS EXCRETION AND WATER CONTENT WITH AGE, SEX AND VARIOUS ECOLOGICAL FACTORS IN ARMORICAN *Littorinidae* (PROSOBRANCHS GASTROPODS MOLLUSCS)

SUMMARY

In *Littorinidae*, nitrogenous excretion and hydrous metabolism vary qualitatively and quantitatively with the tidal cycle and the water content of animal tissues. Moreover, some biotic factors (age, sex) or abiotic factors (emersion period, seasonal cycle, photo-periodism, habitat) are able to induce important modifications of excretion.

Les recherches effectuées jusqu'à présent sur les *Littorinidae* ont toujours été entreprises sur des animaux prélevés à marée basse, et à propos desquels la littérature ne donne que des renseignements très fragmentaires ou très rares sur leur écologie (niveau algal, mode, etc.) et sur leur biologie (âge, sexe, état de maturation sexuelle, etc).

Devant la pénurie d'observations sur ce sujet, nous nous sommes proposé de rechercher sur les quatre principales espèces de Littorines de nos côtes (*Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi),

* Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie, Faculté des Sciences Biologiques, Université de RENNES, Avenue du Général Leclerc, 35031 RENNES-Cedex.

(1) Ceci résume une partie d'une thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, soutenue le 4 février 1975 à RENNES, devant un jury composé de MM. RAZET, CREAC'H P., BERGERARD, FRANC, STREIFF et LEFEUVRE.

Littorina littorea (L.) et *Littorina littoralis* (L.)), les modalités et les variations éventuelles de l'excrétion azotée en fonction des facteurs biotiques (âge, sexe, cycle reproducteur, etc...) et des facteurs abiotiques (cycle de la marée, temps d'exondation, saison, photopériodisme, etc..)

PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Les animaux sont ramassés au niveau même de leur biotope naturel (Pointe rocheuse de Penvins, Morbihan) , soit à intervalles de temps réguliers pendant tout le cycle d'une marée, soit à un moment précis de ce cycle . Ils sont retirés de leur coquille, débarrassés de leur opercule, pesés, placés immédiatement sous vide en présence de chlorure de calcium et désséchés grâce au transport du matériel approprié (étuve à vide, pompe, groupe électrogène). Au laboratoire, les individus sont alors réduits en poudres sur lesquelles nous effectuons les recherches nécessaires (DAGUZAN, 1971) .
De même, pour étudier les divers catabolites azotés rejetés par les animaux dans le milieu, nous plaçons un certain nombre de sujets dans des flacons de verre, étanches, stérilisés, et contenant ou non, selon l'écophase étudiée, de l'eau de mer filtrée (DAGUZAN et RAZET, 1971).

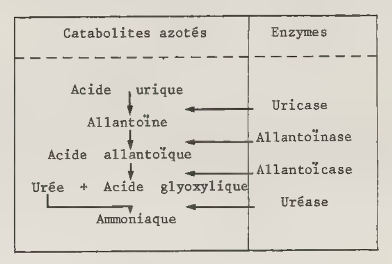
RESULTATS EXPERIMENTAUX.

Toute étude concernant l'excrétion azotée d'un animal ne peut être dissociée de celle du " Turn-over" de l'eau. Pour cette raison, nous avons toujours cherché à relier ces deux grandes fonctions physiologiques.

1. Excrétion azotée, teneur en eau des tissus et facteurs biotiques.

Les résultats obtenus montrent que chez les *Littorinidae*, il existe une relation entre l'âge des individus et certaines modalités de l'excrétion azotée considérée pendant la marée basse. Ainsi, nous pouvons noter les caractères originaux suivants :
-- La teneur en eau est toujours plus élevée à marée haute qu'à marée basse et, plus importante chez les jeunes que chez les adultes.
-- Quelle que soit la taille des individus, durant l'exondation, la chaîne

enzymatique uricolytique (Tabl. 1) est incomplète et ne permet pas que soit dégradé l'acide urique jusqu'au stade de l'ammoniaque. Les jeunes possèdent, à ce moment défini du cycle de la marée, une uricase plus ou moins active et de l'uréase, tandis que les adultes ont de l'uricase, de l'allantoïcase et de l'uréase . De plus, c'est au moment où les animaux deviennent adultes et matures que l'uricase et l'uréase sont les plus actives.



Tabl. 1 : Schéma général de la chaîne de l'uricolyse.

-- Chez *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, durant l'exondation, les individus les plus jeunes éliminent de l'acide urique et de l'ammoniaque, tandis que les adultes plus âgés rejettent uniquement de l'acide urique . Au cours de l'immersion, quel que soit leur âge, les animaux excrètent de l'acide urique et de l'ammoniaque.

-- Chez *Littorina littoralis*, espèce vivant au niveau le plus bas, en mode semi-battu, quel que soit l'âge, tous les individus éliminent de l'acide urique et un peu d'ammoniaque, aussi bien à marée basse qu'à marée haute.

-- Chez toutes les espèces, l'acide urique semble être stocké partiellement à marée basse, par les adultes, alors qu'il ne l'est pas chez les jeunes, l'ammoniaque est rejetée en totalité par les individus les plus jeunes et stockée plus ou moins chez les individus âgés.

De plus, nous avons pu montrer que l'excrétion azotée varie en fonction de la nature du sexe, mais, sans cependant, pouvoir en fournir des explications sérieuses. Enfin, il ne semble pas exister de relations entre l'excrétion azotée et le cycle reproducteur chez les *Littorinidae*.

2. Excrétion azotée, teneur en eau des tissus et facteurs abiotiques.

Les diverses espèces de Littorines subissent, au cours de leur exondation, une déshydratation plus ou moins importante qui ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'elles occupent, mais également de la nature de leur habitat (Tabl. 2).

Espèces	Niveau cotidal	Perte d'eau en % du poids initial.	% d'eau perdue par heure d'exondation.
Littorina neritoides	Zone des Lichens	4-6	0,39-0,58
Littorina saxatilis	*Pelvetia canaliculata*	5-8	0,57-0,91
Littorina littorea	*Fucus spiralis*	4-10	0,55-1,38
Littorina littoralis	*Fucus vesiculosus -Ascophyllum nodosum*	2-4	0,38-0,76

Tabl. 2 : Pertes d'eau au cours de l'exondation chez les Littorines (mode semi-battu, Penvins).

Enfin, la teneur en eau des tissus des Littorines varie, à marée basse, en fonction du cycle de la marée, de la saison (maximum en automne et en hiver) et des conditions thermo-hygrométriques.

A la suite des recherches entreprises sur les enzymes de la chaîne de l'uricolyse, il est possible d'affirmer que :

-- Toutes les enzymes de l'uricolyse existent chez *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* adultes, l'uricase et l'uréase sont très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faibles. Par contre, chez *Littorina neritoides*, la chaîne enzymatique uricolytique est incomplète, l'allantoïnase étant absente.

-- Ces enzymes, plus ou moins actives à marée haute, le deviennent moins ou même s'inactivent durant l'exondation, et ne redeviennent très actives et fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus au cours de la marée montante.

-- Les diverses enzymes de l'uricolyse présentent toutes un cycle annuel avec un maximum d'activité au printemps.

En ce qui concerne les catabolites azotés de l'uricolyse présents chez les individus des différentes espèces, nous pouvons dégager les faits suivants :

-- Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse existent chez *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* adultes, le plus important étant l'acide urique; par contre, chez *Littorina neritoides*, seuls l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque ont pu être mis en évidence.

-- Pour la plupart d'entre eux, il semble qu'il y ait dégradation ou rejet, surtout au début et à la fin de la période d'exondation.

-- Enfin, la quantité d'acide urique présent chez les individus des différentes espèces, et surtout au cours de l'exondation, semble être en relation avec le niveau cotidal . Plus l'espèce occupe un niveau hypsométrique élevé, plus elle renferme d'acide urique, ce qui est en accord avec l'hypothèse de NEEDHAM (1935).

L'excrétion azotée des Littorines varie qualitativement et quantitativement en fonction du cycle de la marée (Tabl. 3), ainsi :

-- Au cours de l'exondation, quelle que soit l'espèce considérée, il y a rejet surtout d'acide urique et d'un peu d'urée, cependant, chez *Littorina littoralis*, un peu d'ammoniaque est éliminée en plus.

-- Au cours de leur immersion, les individus excrètent tous beaucoup plus d'acide urique, de l'urée et pour les espèces médio-littorales (*Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis*) un peu d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque. *Littorina littoralis*, bien qu'espèce presque franchement marine, excrète beaucoup plus d'acide urique que *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, ce qui est ici en opposition avec l'hypothèse de NEEDHAM.

-- L'acide urique excrété, tant en immersion qu'en émersion, l'est toujours en quantité importante dépassant ce qui est susceptible d'être produit par le seul catabolisme nucléique; on peut considérer qu'il a très probablement, *pro-parte*, une origine protidique.

-- L'origine de l'urée éliminée à marée basse n'est pas définie, elle doit vraisemblablement être protidique ou exogène.

-- L'excrétion d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque uniquement à marée haute, peut s'expliquer par le fait que les enzymes de l'uricolyse deviennent moins actives ou même s'inactivent durant la période d'exondation et ne redeviennent fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus.

Espèces / Catabolites	*L. neritoides*		*L. saxatilis*		*L. littorea*		*L. littoralis*	
	E	I	E	I	E	I	E	I
Acide urique en mg/g p.s.a./h (°)	6,38	12,19	0,99	2,57	0,94	1,30	2,37	3,28
Allantoïne en mg/g p.s.a./h	0	0	0	0,02	0	0,03	0	0,02
Acide allantoïque en mg/g p.s.a./h	0	0	0,05	0,23	0	0	0	0,02
Urée en mg/g p.s.a./h.	0,44	0,18	0	0	0,02	traces	0,09	0,11
Ammoniaque en mg/g p.s.a./h	0	0	0	0,10	0	0,04	0,06	0,11

Tabl. 3 : Catabolites azotés excrétés par les diverses espèces de Littorines, en mode semi-battu, à Penvins (Morbihan).

((°) p.s.a.: poids sec animal ; E.: émersion ; I : immersion).

Les diverses espèces de Littorines, adultes, montrent un type d'excrétion qui varie avant tout en fonction de la marée, mais qui est lié, non au cycle de la marée elle-même, mais à l'absence ou à la présence de l'eau de mer. Tout se passe comme si les individus présentaient une excrétion de type terrestre à marée basse et de type aquatique à marée haute.

Conclusion.

Au terme de cette étude, nous pouvons dire que les *Littorinidae* constituent un exemple remarquable d'adaptation à la vie terrestre, tant par leur biologie et leur écologie que par leur métabolisme hydrique et leur excrétion azotée. Cependant, il convient d'être prudent dans l'interprétation et la généralisation des phénomènes enregistrés, relatifs à l'excrétion azotée des Gastéropodes Prosobranches marins, en particulier, la théorie de NEEDHAM (1935) ne se trouve que très partiellement vérifiée car l'excrétion ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'occupe l'animal . L'écophysiologie permet de mettre en évidence la multiplicité des facteurs internes et externes qui influent sur le métabolisme de l'eau et l'excrétion azotée. Ainsi, chez les Littorines, l'excrétion azotée varie qualitativement et quantitativement surtout en fonction du cycle de la marée et de la teneur en eau des tissus des individus de l'espèce considérée . De plus, certains facteurs abiotiques (durée d'exondation, cycle saisonnier, photo-périodisme, nature de l'habitat) ou biotiques (âge, sexe) peuvent entraîner des modifications plus ou moins importantes de l'excrétion. Jusqu'à présent, trop de chercheurs ont étudié la physiologie de l'animal sans tenir assez compte de ses caractéristiques biologiques et écologiques.

Références bibliographiques

DAGUZAN, J., 1971.- Contribution à l'étude de l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*). Arch. Sci. Physiol., 25, n°3, p. 293-302.

DAGUZAN, J., 1975.- Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches) ; recherches écophysiologiques chez quatre espèces : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi) , *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.) . Thèse Doct.-ès-Sciences Naturelles (Sc. Biol.), RENNES.

DAGUZAN, J. et RAZET, P., 1971.- Les éléments terminaux du catabolisme azoté et leurs variations en fonction de la marée chez *Littorina littorea* (L.) (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*). C. R. Acad. Sc., Paris, 272 D, p. 2800-2803.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 255-259

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DES NUDIBRANCHES : DEVELOPPEMENT ET METAMORPHOSE ; VIE PREDATRICE : II. LES PREMIERS STADES BENTHIQUES D'*AEOLIDIA PAPILLOSA* (LINNE) (MOLLUSQUE NUDIBRANCHE)

par Jean Tardy*

RESUME

La récolte de très jeunes *Aeolidia papillosa*, de quelques millimètres, au pied d'*Actinothoe anguicoma*, permet d'éclairer quelques traits de la biologie de ce Nudibranche et de préciser la durée de son cycle vital ainsi que celle de la phase pélagique de la véligère.

A CONTRIBUTION TO THE STUDY OF NUDIBRANCH BIOLOGY : DEVELOPMENT AND METAMORPHOSIS, PREDATORY LIFE : 2. FIRST BENTHIC STAGES OF *Aeolidia papillosa* (LINNE)

SUMMARY

The picking and breeding of very young *Aeolidia papillosa* a few millimeters in size at the feet of Aconthiarians, *Actinothoe anguicoma* (Price) and *Cereus pedunculatus* (Pennant) makes it possible to give some information on the biology of this Nudibranch and on the duration of its vital cycle as well as on the pelagic phase of the veliger.

Au cours de mes prospections écologiques, principalement en Juillet, Août et Septembre, j'ai eu l'occasion de récolter, sous des pierres immergées dans la zone intertidale des côtes rhétaises, de très jeunes exemplaires d'*Aeolidia papillosa*. Ils mesuraient de 3 à 6 mm. Malgré leur petite taille, ils étaient parfaitement reconnaissables à leur coloration et au dessin que le pigment blanc opaque forme sur le mufle, les palpes et sur la région dorsale, excepté la zone péricardique (fig.1). Les appendices sont encore très réduits : chez l'exemplaire le plus jeune, les palpes ont à peu près le tiers et les rhinophores la moitié de leurs proportions définitives, tandis que

* Laboratoire de biologie et biochimie marines. U.E.R. Sci. fond. et appliquées de l'Université de Poitiers, I.U.T. de La Rochelle, rue de Roux, 17026 LA ROCHELLE CEDEX.

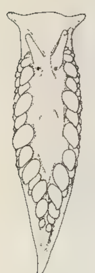


Fig.1.Jeune *Ae.papillosa* de 3 mm

les papilles sont encore, à ce stade, presque aussi larges que longues ; elles sont cependant déjà nombreuses, enfin les angles du pied ne sont pas marqués.

A ces détails près, ces animaux sont identiques aux adultes mais immatures, leur métamorphose pouvait remonter à 10-15 jours, peut-être un mois ; cependant des déductions intéressantes ont été faites :

La première se rapporte au cycle d'*Aeolidia papillosa* ; on admet en effet que la vie de cet Eolidien est d'environ un an ; après avoir pondu, en Mai-Juin, il meurt et l'on ne trouve des adultes qu'à la fin de l'hiver et au début du printemps suivant. Exceptionnellement, cependant, une deuxième génération et ponte s'observent en automne (Fouras, 1965). La découverte de jeunes individus permet de se faire une idée approximative de la durée de la vie pélagique de la véligère : la ponte a lieu en Mai-Juin sur nos côtes, il est permis de penser que la métamorphose des jeunes récoltés début Août et fin Juillet a lieu fin Juin-début Juillet. Ceci laisse donc 15 jours à un mois environ pour la vie pélagique de la véligère, ou bien un an et un mois, ou deux ans et un mois. La logique comme les observations que j'ai effectuées sur plusieurs autres espèces d'Eolidiens permettent d'écarter les deux dernières hypothèses comme trop invraisemblables. Ces observations confirment donc, si besoin en était, que le cycle d'*Aeolidia papillosa* est annuel, parfois bisannuel. D'autre part, la phase pélagique n'excède probablement pas un mois.

La seconde déduction a trait au comportement, à la nutrition et à la métamorphose.

En effet, chacun de ces jeunes individus a été trouvé au pied d'un exemplaire de l'Anémone de mer *Actinothoe anguicoma* (Price) ; ces anémones ont été recueillies et mises dans un bac d'élevage avec l'un des *Aeolidia papillosa*, ce dernier s'est développé aux dépens des Actinies. Le prédateur se déplaçait peu : il n'a pas quitté le pied de la proie avant de l'avoir totalement mangée, ce qui a pris près d'un mois pour la première. Il semble bien que la proximité de la nourriture joue un rôle capital, vital, dans les premiers mois de la vie benthique de ce Mollusque ; ses possibilités de déplacement ne lui permettent pas de quitter sa proie pour une autre sans risquer de mourir de faim entre les deux. J'ai pu observer des faits analogues chez d'autres espèces, où le prédateur ayant délaissé son hôte mourait d'inanition sans avoir retrouvé sa proie à l'intérieur d'un bac d'un demi litre.

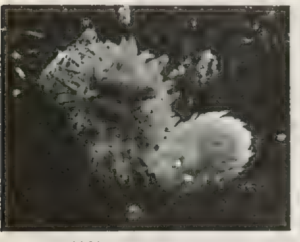


Fig.2.*Aeolidia papillosa* d'1 cm environ, à côté de sa proie *Actinothoe anguicoma*

J'ai pu élever cet *Aeolidia papillosa* jusqu'à ce qu'il ait brouté toutes les *Actinothoe anguicoma* et atteint la taille de 1,4 cm, ce qui a demandé 5 mois à 10-15° (fig. 2). Ne pouvant me procurer d'autres spécimens de cette Actinie, je lui ai donné des *Anemonia sulcata* et une *Actinia equina*, or ce jeune Eolidien est mort de faim sans avoir seulement essayé de se nourrir d'une de ces deux espèces d'Anémones. On peut donc conclure que ces Actinies, nourriture habituelle de l'adulte, sont inutilisables par le jeune, même lorsqu'il mesure 1,4 cm ; elles sont sans doute des proies trop coriaces ou plutôt trop redoutables. Une *Anemonia sulcata* était pourtant de taille très modeste : 6-7 mm environ pour le diamètre de la colonne en pleine extension. Des phénomènes analogues ont été notés avec *Aeolidiella alderi*. Il semble donc probable que la véligère d'*Aeolidia papillosa*, après une phase trophique, revient vers le fond et recherche une espèce-proie qui lui permettra de passer sans mal la délicate période des premiers stades benthiques. Il est logique que la recherche de la première proie sur le fond se fasse par la véligère, la mobilité de cette larve étant grande, facilitée par les mouvements de la mer et sans comparaison avec celle de la jeune larve de quelques fractions de millimètre, rampant sur le fond. Il est d'ailleurs possible que cette espèce-proie soit spécifiquement inductrice de la métamorphose et par suite indispensable à la perpétuation d'*Aeolidia papillosa*, comme je l'ai montré de *Kirchenpaueria pinnata* pour *Eubranchus doriae*. Cependant, j'ai eu l'occasion de récolter plus récemment un individu de 8 mm environ au pied d'un très gros *Cereus pedunculatus* : par conséquent, il semble que la spécificité n'est pas aussi stricte qu'on aurait pu le croire au terme des premières observations, du moins pour des *Aeolidia papillosa* de taille égale ou supérieure à 8 mm. Ceci est d'ailleurs conforme à ce que l'on peut constater très généralement chez les *Aeolidiacae* : le nombre d'espèces-proies acceptées est plus élevé chez l'adulte que chez le jeune (1), pour qui une seule ou un petit nombre d'espèces d'Actinies, surtout s'il s'agit d'échantillons de grande taille, peuvent sans doute être consommées.

Il est intéressant de noter d'autre part qu'il ne m'a été possible de trouver dans la zone intertidale de l'Ile de Ré qu'un seul individu de stade intermédiaire entre le très jeune, de quelques millimètres et l'adulte : ceci laisse penser que seules quelques larves s'y métamorphosent et qu'elles meurent peu de temps après, ou bien réussissent à émigrer dans la zone infracotidale assez tôt pour n'y revenir qu'à l'état adulte, avec d'autres, plus nombreuses qui se sont métamorphosées en dessous de la zone intertidale. La répartition d'*Actinothoe anguicoma*, dont seuls quelques exemplaires isolés se récoltent à très basse mer, tandis que les autres, bien plus nombreux et surtout plus denses, vivent en dessous, est vraisemblablement responsable de ces constatations sur cette portion de côte. En effet, j'ai pu remarquer lors de nombreuses marées effectuées à la pointe de la Fumée, près de Fouras (Charente Maritime), que dans ce faciès abrité, vaseux et de salinité inférieure à la moyenne (l'embouchure de la Charente

---

(1) Ce fait ressort d'expériences en cours.

est à 3 km environ et S ≥ 28°/₀₀, il y avait d'assez nombreux exemplaires d'*Actinothoe anguicoma* sous les pierres immergées dans les flaques, même à des niveaux assez élevés, et corrélativement j'y ai récolté de nombreux *Aeolidia papillosa* dont la taille variait de 1,5 à 4,5 cm.

Enfin, il faut souligner que ces jeunes stades ont été découverts au pied d'Actinies de taille variable, de 1 à 3 cm de diamètre approximativement, par conséquent sans commune mesure avec celle du prédateur : il ne semble pas, du moins vis-à-vis d'*Actinothoe anguicoma* ou de *Cereus pedunculatus*, y avoir plus de difficulté à attaquer une petite qu'une grosse proie, contrairement à ce que j'ai pu observer pour d'autres Nudibranches vis-à-vis de certaines Actinies dont ils se nourrissent. Dans certains cas, en effet, en aquarium, des *Aeolidiella alderi* ou *Spurilla neapolitana*, en parfait état, sont susceptibles de mourir de faim à côté de leur proie habituelle si celle-ci est trop grosse ou bien si elle est placée dans une position difficilement attaquable, enfin, si le Mollusque, diminué par des conditions défavorables, n'a plus la ressource de produire le manchon de mucus qui le protège des piqûres de l'Actinie.

Quoi qu'il en soit, les préférences des très jeunes stades d'*Aeolidia papillosa* dans notre région ne semblent pas aller aux Actinies dépourvues de filaments acontiaux, contrairement à ce que montrent les expériences d'Edmunds et collaborateurs (1974), pour les adultes des côtes de Grande-Bretagne et d'Amérique du Nord. Ceci amène à penser qu'il existe vraisemblablement une race géographique dans notre région, différente au moins par ce caractère, ou bien que les affinités des jeunes vis-à-vis des proies ne sont pas les mêmes que chez les adultes.

Principales références bibliographiques

BOUTAN L., 1898 - Moeurs de l'*Eolis papillosa* Linné, *Arch. zool. expér. génér.*, *3*, (6), p. 28.

BRAAMS W.G. et GEELEN H.F.M., 1953 - The preference of some Nudibranchs for certain coelenterates, *Arch. néer. zool.*, *10* (3), p.241-264.

EDMUNDS M., POTTS G.W., SWINFEN R.C. et WATERS V.L., 1974 - The feeding preferences of *Aeolidia papillosa* (L.) (Mollusca, Nudibranchia), *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *54*, p.939-947.

GRAHAM A., 1955 - Mollusca Diets, *Proc. Malac. Soc. London*, *31*, p.144-159.

HECHT E., 1895 - Contribution à l'étude des Nudibranches, *Mem. Soc. Zool.*, *8*, p.539-711

MILLER M.C., 1961 - Distribution and food of the nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man, *J. Animal Ecol.*, *30*, p. 95-116.

RUSSELL H.D., 1942 - Observations on the feeding of *Aeolidia papillosa* L., with notes on the hatching of the veligers of *Cuthona amoena*, A.H., *Nautilus*, *55* (3) p.80-82.

STEHOUWER H., 1952 - The preference of the slug *Aeolidia papillosa* (L.) for the sea anemone, *Metridium senile* (L.), *Arch. néer. zool.*, *10* (2), p.161-170.

STEPHENSON T.A., 1935 - The British Sea Anemones, *Ray Society London*, I. : 148 p. et II : 426 p.

SWENNEN C., 1961 - Data on distribution, reproduction and ecology of the nudibranchiate Molluscs occuring in the Netherlands, *Netherl. J. Sea Research 1* (1-2), p. 191-240.

TARDY J., 1969 - Etude systématique et biologique sur trois espèces d'Aeolidielles des côtes européennes (Gastéropodes, Nudibranches), *Bull. Inst. Océano.*, *68* (1389),p.1-40.

THOMPSON T.E., 1964 - Grazing and the life cycles of British Nudibranchs, *Brit. Ecol. Soc. Symp.*, *4*.(Grazing in terrestrial and marine environments), *D.J. Crisp édit.*, Oxford : Blackwell, p. 273-297.

WATERS V.L., 1973 - Food-preference of the Nudibranch *Aeolidia papillosa*, and the effect of the defences of the prey on predation, *Veliger*, *15* (3), p.174-192.

Haliotis, *Vol. 6*, *1976 (1977)*, *p. 261-266*

ELEVAGE EN LABORATOIRE DE LARVES DE CREPIDULE : PREMIERS RESULTATS CONCERNANT L'APPARITION DE LA GONADE

par Nadine Silberzahn *

RESUME

Un élevage de Crépidules a été réalisé en laboratoire à partir de pontes récoltées au stade véligère. L'élevage s'est poursuivi jusqu'à la fixation au support et l'association en chaîne. Parallèlement, une étude de l'installation de la gonade a été effectuée. L'association par deux s'est produite entre individus de 5 mm environ en début de stade mâle, provoquant le démarrage de la croissance de la Crépidule de base, lui permettant d'escamoter l'essentiel de la phase mâle. Elle a alors effectué sa vitellogénèse huit mois après le stade véligère.

BREEDING IN LABORATORY OF CREPIDULA LARVAE : FIRST RESULTS ON THE BIRTH OF THE GONAD

SUMMARY

Breeding of Crepidula has been carried out in the Laboratory from eggs collected at the veliger stage. Breeding was followed until fixing to the support and the chain coupling. Simultaneously a study of the positioning of the gonad was made. The coupling occurs between two individuals at the beginning of the male stage when each is about 5 mm, which brings about the start of the growth of the base *Crepidula*, and allows it to avoid most of the male stage ; the *Crepidula* has then accomplished its vitellogenesis eight months after the veliger stage.

La Crépidule est un Prosobranche mésogastéropode marin, hermaphrodite protandre : après un stade juvénile, elle devient mâle puis, après une période plus ou moins longue, se transforme définitivement en femelle. Ces animaux ont la particularité de former des chaînes

* Groupe d'Endocrinologie Comparée, Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN, Esplanade de la Paix, 14032 CAEN Cédex.

(figure 1), empilements plus ou moins grands (souvent 4 ou 5) de Crépidules dont les sommets sont des mâles, les bases des femelles et entre les deux, des animaux en cours de changement de sexe. Les stades juvéniles sont disséminés sans position privilégiée sur ces chaînes. La fécondation est interne : la femelle retient sa ponte entre le cou et l'épipodium jusqu'aux stades véligères qui sont ensuite libérés. La ponte est formée d'une cinquantaine de sacs ou "capsules" très fines et transparentes reliées entre elles et au support par un fin pédoncule (figure 2). A l'éclosion, la jeune véligère (figure 3) mesure 370 μ, la coquille enroulée, typique des Gastéropodes, peut être obturée par un opercule ; un large velum bilobé, recouvert d'une ciliature dense, permet le mouvement et la nutrition. Au terme de leur vie planctonique, les larves perdent leur velum, tombent sur le fond et rampent sur le substrat. C'est la métamorphose.

Afin d'obtenir un grand nombre de jeunes stades de Crépidule, nous avons effectué son élevage au laboratoire à partir de pontes véligères recueillies sur des femelles. Nous avons utilisé les techniques mises au point pour les Lamellibranches par Loosanoff et Davis (1963), par Lucas et son équipe (1970) et par Masson (1975) et les avons adaptées aux Mésogastéropodes. Ces pontes ont été récoltées tous les mois, de Juin à Novembre 1974 et placées dans des bacs de 10 litres contenant de l'eau de mer filtrée stérile avec des antibiotiques (8 mg de chloramphénicol par litre selon Le Pennec et Prieur : 1972), aérée et brassée par un bulleur, maintenue à 20 ou 25°C. Cette eau est changée tous les deux jours, les larves recueillies sur tamis métalliques à fond immergé, rincées à l'eau stérile, remises dans des bacs stériles. La densité des larves est d'environ 10 000 par litre d'eau de mer. Elles sont nourries d'algues (*Tetraselmis*, Chlorelle, *Monochrysis*) cultivées en parallèle au laboratoire. L'un des bacs est chauffé à 25°C pour accélérer la croissance (Werner, 1955).

La métamorphose aboutissant à la disparition du velum et à la fixation des larves sur le support (fond, parois du bac, verres de montre disposés sur le fond), est apparue environ un mois et demi après la mise en bac des capsules de ponte (les véligères ne sont pas encore libérées). Dans le bac chauffé à 25°C, la fixation s'est produite 15 jours plus tôt. Les jeunes crépidules, juste métamorphosées, sont très mobiles et viennent se placer préférentiellement sur les parois proches de la lumière.

Nous avons étudié chez ces animaux, l'installation de la gonade. A cet effet, des fixations histologiques ont été régulièrement effectuées dès la métamorphose. La masse viscérale est un tortillon enroulé dans la spirale ; la coquille a donc été dissoute par passage dans l'EDTA 1 % (Ethylène diamine tétraacétate Gurr) après fixation à l'alcool formol acétique ou plus simplement en utilisant le Bouin 15 Allen à chaud qui ramollit la coquille et permet une bonne coloration au Feulgen. Le premier nodule de gonade est apparu sur des crépidules d'environ 3 mm ne présentant aucune trace de tractus génital externe. On peut alors sortir délicatement la coquille sans léser l'extrémité de la masse viscérale encore recourbée.

Nous avons pu effectuer une double fixation glutaraldéhyde - tétroxyde d'osmium. Les coupes semi-fines sont colorées selon Richardson, Jarret et Finke (1960) ou au bleu de Toluidine. Les coupes ultrafines sont contrastées à l'acétate d'uranyle et citrate de plomb selon Reynolds (1963).

La gonade se présente sous forme d'un fin cordon transversal, non ramifié, développé à partir de la région gonopéricardique et s'insinuant entre la glande et le tube digestifs (figures 4 et 5) ; elle s'installe au sein d'un tissu formé en grande partie de cellules vésiculeuses à réserves glucidiques (métachromasie au bleu de Toluidine) et de cellules moins nombreuses à réserves protidiques. Le cordon lui-même est entouré d'une paroi formée de fibres musculaires longitudinales et transversales. L'épithélium germinatif (figure 6), soutenu par une basale très fine et très contournée, comporte différents éléments de la lignée germinale : cellules primordiales à noyaux allongés, gonocytes à noyaux plus ovalaires ; les formes typiques et atypiques coexistent. L'évolution de cette gonade primitive se fait au début par poussée. A la fin de la première poussée, les gonocytes ont évolué en spermatozoïdes abondants dans la lumière du tubule, tandis que les stades jeunes réapparaissent dans la paroi.

La croissance, assez rapide après la métamorphose, stagne aux environs de 5 mm jusqu'à l'association qui s'est produite comme pour la population naturelle, en mars 1975, entre individus en début de phase mâle. Elle s'effectue d'abord deux à deux puis une troisième, quelquefois, une quatrième crépidule vient s'ajouter aux deux premières. La crépidule, située à la base de l'empilement, subit alors un démarrage spectaculaire de la croissance. Nous avons fait chez cet animal une nouvelle étude de la gonade : les cellules de la lignée mâle ont complètement disparu, des ovocytes les remplacent et la plupart ont terminé leur vitellogénèse. Les grains de vitellus sont gros et nombreux : la gonade est typiquement femelle. Au contraire, la crépidule située en dernière position conserve une gonade typiquement mâle avec une taille d'environ 6 mm.

L'élevage en laboratoire a donc permis, grâce à une température constante tout au long de l'année, située entre 20 et 25°C, une nourriture abondante (algues) et des soins appropriés, d'obtenir en grande quantité des stades juvéniles qui dans la nature sont éparpillés sur de nombreuses chaînes. Il a permis également d'étudier de façon régulière et progressive, le développement des animaux, en particulier la mise en place de la gonade, et de montrer que huit mois environ après le stade véligère, la crépidule située à la base de la chaîne pouvait effectuer sa vitellogénèse.

Références bibliographiques

LE PENNEC M. et PRIEUR D., 1972 - Développement larvaire de *Mytilus edulis* en présence d'antibiotiques. 1ère partie : Détermination des concentrations actives non toxiques de quatre antibiotiques : auréomycine, érythromycine, chloramphénicol et sulfaménazine, *Rev. Intern. Oceanogr. Méd.*, *28*, p.167-180.

LOOSANOFF V.L. et DAVIS H.C., 1963 - Rearing of bivalve mollusks *in* : Advances in Marine Biology, *F.S. Russel Edit.*, *Academic Press, Inc.*, London, *1*, p.1-136.

LUCAS A., 1970 - Conchyliculture expérimentale, *Publi. du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO)*, *Série biologique*, n° 70-01.

MASSON M., 1975 - Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) (Mollusque Pélécypode). Thèse de spécialité en Biologie animale - U.E.R. Sciences de la Vie, Caen. 106 p.

REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy, *J. Cell. Biol.*, *17*, p.208-212.

RICHARDSON R.C., JARRET L., FINKE E.H., 1960 - Embedding in epoxy resins for ultrathin sectionning in electron microscopy, *Stain Technol.*, *35*, p.313-330.

WERNER B., 1955 - Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia) ; *Helgol. Wissensch. Meeresunt.*, *5* (2), p.169-217.

LEGENDE DES FIGURES

Figure 1 : Empilements de crépidules : les stades juvéniles (j) sont placés au hasard sur la chaîne (x 0,5).

Figure 2 : Ponte formée de nombreuses capsules à paroi transparente reliées par un fin pédoncule au même point du support (x 10).

Figure 3 : Larve véligère et son velum (x 45).

Figure 4 : Formation de la gonade (G) entre le tube digestif (TD) et la glande digestive (G.D.) au sein d'un tissu de réserves : cellules vésiculeuses (CV) (x 650).

Figure 5 : Reconstitution du cordon gonadique (x 2 000).

Figure 6 : Epithelium gonadique (x 4 000).

b : basale

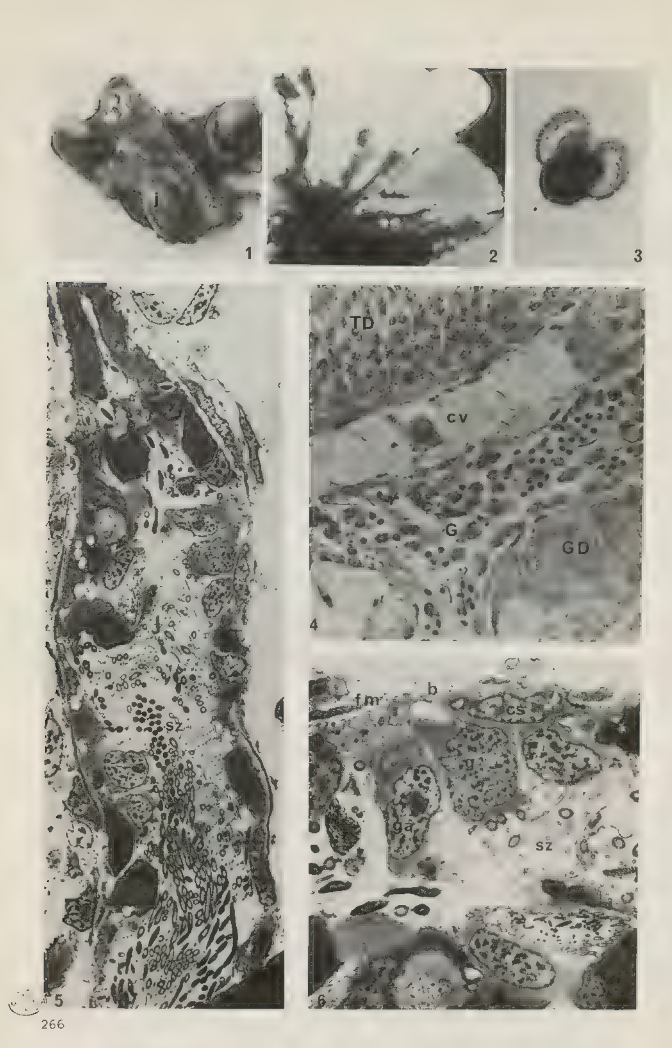
c.s. : cellule souche

g : gonie

g.a. : gonie atypique

Sz : spermatozoïde

f.m. : fibres musculaires.


j
1
2
3
TD
cv
G
GD
4
sz
5
b
fm
cs
g
ga
sz
6

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 267-271

ANALYSE EXPERIMENTALE DE LA MORPHOGENESE ET DU CYCLE DU PENIS CHEZ LES FEMELLES D'*OCENEBRA ERINACEA*, ESPECE GONOCHORIQUE

par Colette Féral *

RESUME

Dans le Bassin d'Arcachon, la plupart des femelles d'*Ocenebra erinacea* présentent un tractus génital mâle externe. Ce phénomène ne se manifeste pas dans les populations prélevées sur les côtes de la Manche.

Des associations interspécifiques en culture organotypique ont permis de montrer que chez les femelles à pénis du Bassin d'Arcachon, la présence ou l'absence du facteur morphogénétique permettait d'expliquer l'apparition et le cycle du pénis. Chez les femelles de Granville, le facteur de régression est seul présent.

EXPERIMENTAL ANALYSIS OF MORPHOGENESIS AND CYCLE OF PENIS IN FEMALE OF *Ocenebra erinacea*, A GONOCHORISTIC SPECIES

SUMMARY

In the Bassin of Arcachon, most of *Ocenebra erinacea* females show a penis-like tract. This particularity does not appear amongst populations gathered on the western coast of the Cotentin.

Organic culture associations show the existence of two factors for the female genital tract : morphogenetic and retrogressive factors. The latter is only found in female without penis. Preponderance or disparition of the morphogenetic factor would explain the cycle of the external genital tract for the females in the Bassin of Arcachon.

---

* Laboratoire d'Endocrinologie et Embryologie expérimentales. Equipe de Recherche associée au CNRS n° 491, U.E.R. des Sciences de la Vie, 14000 CAEN - Institut Universitaire de Biologie marine 33120 ARCACHON.

Dans le Bassin d'Arcachon, la plupart des femelles d'*Ocenebra erinacea*, espèce gonochorique, présentent un tractus génital mâle externe (Poli, 1973 ; Féral, 1974). Une telle particularité ne se manifeste pas dans les populations prélevées à Granville (côte ouest du Cotentin).

La méthode utilisée pour rechercher les facteurs intervenant dans l'apparition et le cycle du pénis chez les femelles d'*Ocenebra* est celle des associations hétérologues et interspécifiques en culture organotypique. Les facteurs morphogénétique et dédifférenciateur du pénis sont mis en évidence en utilisant comme organes effecteurs le territoire morphogénétique du pénis de Crépidule immature dans le premier cas et le pénis de Crépidule en phase mâle dans le second. Le territoire, associé ou non au tentacule oculaire droit, et le pénis, constituent des organes neutres, incapables de se différencier par eux-mêmes (tableau 2, série 5 ; tableau 1, série 1). Les résultats des associations sont exploités statistiquement en comparant les longueurs moyennes des pénis ou des ébauches péniennes en début et en fin d'expérience. L'application de la loi de Student permet de classer les différences des longueurs en "significatives" et "non significatives".

I. Recherche du facteur dédifférenciateur du pénis chez *Ocenebra erinacea*.

Trois séries du cultures ont été réalisées utilisant comme organe effecteur le pénis de Crépidule en phase mâle.

Les résultats consignés dans le tableau 1 montrent que le facteur pleural de régression du pénis est présent chez le mâle, la femelle et la femelle à tractus génital mâle externe.

Série	Associations	Effectif	Nb. de régressions	Régression moyenne	Test de Student		
					t	T_{ν}	Diff^ce
1	Pénis *Crepidula* mâle (témoins)	10	0	5	0,92	2,10	N.S.
2	P. x gg. pl. *Ocenebra* ♂ Gr.	10	6	9,6	2,20	2,10	S
3	P. x gg. pl. *Ocenebra* ♀ Gr	10	6	15,9	2,63	2,10	S
4	P. x gg. pl. *Ocenebra* ♀ à pénis Ar.	10	6	22,6	3,21	2,10	S

Tableau 1 : Existence du facteur dédifférenciateur du pénis chez *Ocenebra erinacea*.

Ar. : Arcachon ; gg.pl. : ganglions pleuraux ; Gr. : Granville ; N.S. : non significative ; P. : pénis de *Crepidula* mâle ; S. : significative.

II. Recherche du facteur morphogénétique du pénis chez *Ocenebra erinacea*

Des territoires présomptifs du pénis de Crépidule immature ont été associés, soit à un tentacule oculaire droit, soit à des ganglions pédieux d'*Ocenebra* (tableau 2).

Le facteur morphogénétique du pénis est présent au niveau du tentacule oculaire droit et des ganglions pédieux des *Ocenebra* mâles et des femelles présentant un tractus génital mâle externe. Ce facteur n'est pas synthétisé chez les femelles sans pénis.

Série	Associations	Effectif	Nb.de morphogénèses	Accroissemt moyen	Test de Student		
					t	T_ν	Diff^ce^
5	Territoire du pénis de *Crepidula* immature (témoins)	10	0				
6	T. xt. oc. droit *Ocenebra* ♂ Gr.	10	6	3,6	4	2,10	S
7	T. xgg. péd. *Ocenebra* ♂ Gr.	10	6	3,4	3,33	2,10	S
8	T. xt. oc. droit *Ocenebra* ♀ Gr.	10	0				
9	T. x gg. péd. *Ocenebra* ♀ Ar.	10	0				
10	T.x t. oc. droit *Ocenebra* ♀ à pénis Ar.	15	10	3,6	3,6	2,05	S
11	T. x gg. péd. *Ocenebra* ♀ à pénis Ar.	10	8	4,7	3,98	2,10	S

Tableau 2 : Recherche du facteur morphogénétique du pénis chez *Ocenebra erinacea*.

Ar. : Arcachon ; gg.péd. : ganglions pédieux ; Gr. : Granville ; S. : Significative ; t.oc. : tentacule oculaire ; T. : territoire présomptif du pénis de *Crepidula* immature.

Conclusion

La présence d'un pénis chez *Ocenebra erinacea* mâle, son apparition chez certaines femelles d'Arcachon sont sous la dépendance des mêmes facteurs :

- un facteur morphogénétique présent au niveau des ganglions pédieux, libéré par le tentacule oculaire droit.

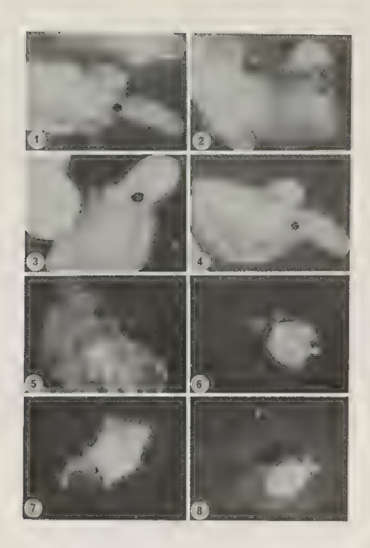
- un facteur dédifférenciateur émis par le système nerveux au niveau des ganglions pleuraux.

Le maintien du pénis chez le mâle et chez certaines femelles d'Arcachon est dû à l'action prépondérante du facteur morphogénétique. La non-différenciation d'un tractus génital mâle externe chez les femelles de Granville et chez certaines femelles d'Arcachon s'explique par l'absence du facteur morphogénétique au niveau du tentacule oculaire droit et des ganglions pédieux et par l'action du facteur de régression du pénis d'origine pleurale. Le territoire présomptif du pénis des femelles prélevées à Granville n'est pas sensible au facteur morphogénétique, la différenciation d'un pénis chez les femelles de cette station semble peu probable. Chez les femelles prélevées à Arcachon, le territoire présomptif répond au facteur morphogénétique en différenciant une ébauche. La morphogénèse d'un tractus génital mâle externe chez une femelle adulte sans pénis est possible et permettrait d'expliquer les variations mensuelles du pourcentage de femelles à pénis.

Références bibliographiques

FERAL C., 1974 - Etude statistique et endocrinologique de la présence du tractus génital mâle externe chez les femelles de 3 Gastéropodes Prosobranches Gonochoriques. Thèse de Doctorat de Biologie animale, Caen, 177 p., 76 fig.,32 Tabl.

POLI G., 1973 - Cycles reproducteurs de Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse de Doctorat en Océanographie, Paris VI, 241 p., 95 fig., 13 tabl.



Morphogénèse d'une ébauche pénienne obtenue au 6ème jour de culture à partir d'un territoire présomptif de *Crepidula* immature associé à :

Fig. 1 : un tentacule oculaire droit d'*Ocenebra* mâle

Fig. 2 : des ganglions pédieux d'*Ocenebra* mâle

Fig. 4 : un tentacule oculaire droit d'*Ocenebra* femelle à pénis

Fig. 5 : des ganglions pédieux d'*Ocenebra* femelle à pénis

Fig. 3 : aucune morphogénèse n'est apparue sur le territoire associé à un tentacule oculaire droit d'*Ocenebra* femelle sans pénis.

Pénis de *Crepidula* mâle regressé après 30 jours de culture en association avec :

Fig. 6 : des ganglions pleuraux d'*Ocenebra* mâle

Fig. 7 : des ganglions pleuraux d'*Ocenebra* femelle sans pénis

Fig. 8 : des ganglions pleuraux d'*Ocenebra* femelle à pénis.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 273-280

REGIME ALIMENTAIRE ET ETHOLOGIE PREDATRICE DE *BERTHELLA PLUMULA* (MONTAGU, 1803), MOLLUSQUE OPISTHOBRANCHE

par B. Delaloi et Jean Tardy *

RESUME

La récolte de nombreux individus de *B. plumula* et l'examen de leur contenu stomacal, corroboré par une étude expérimentale du préférendum alimentaire vis-à-vis de diverses proies éventuelles, nous ont permis d'établir les faits suivants :

1. *B. plumula* accepte l'éponge *Oscarella lobularis* Schm. à l'exclusion de toute autre espèce de Spongiaires et Tuniciers récoltée dans le milieu où se rencontre ce Mollusque et qui a été testée comme nourriture possible.

2. *B. plumula* a nettement des moeurs nocturnes ; les repas sont très espacés et l'animal emmagasine une quantité considérable de nourriture dans le jabot qui se distend de façon spectaculaire.

DIET AND PREDATORY ETHOLOGY OF *Berthella plumula* (Montagu), NUDIBRANCHIATE MOLLUSCA

SUMMARY

The stomacal contents of numerous *B. plumula* gathered on the sea shore and an experimental study of their diet has led to these results : first , *B. plumula* feeds on the sponge *Oscarella lobularis* excluding all the other species of Sponges and colonial Ascidians found in the same environment and tested as possible food. Secondly, *B. plumula* has a nightly activity ; meals are not frequent but this slug stores a considerable amount of food in its jabot which is considerably enlarged.

1. Recherche sur le terrain

Berthella plumula est une espèce assez commune dans la zone intertidale des Iles du Bas Poitou. A marée basse dans les cuvettes, en soulevant les pierres immergées, il est en effet fréquent d'observer ces Mollusques qui se signalent à l'attention par leur vive coloration jaune orangé ainsi que par leur taille relativement grande (20 à 50 mm).

* Laboratoire de biologie et biochimie marines, U.E.R. Sci. Fond. et appliquées de l'Université de Poitiers, I.U.T. de La Rochelle, rue de Roux, 17026 LA ROCHELLE CEDEX.

Nous avons été frappés dès le début de nos observations par le fait que *Berthella plumula* ne se trouvait presque jamais à proximité d'épibiotes susceptibles de lui servir de nourriture. Jamais, en tout cas, ces animaux n'ont été surpris alors qu'ils se nourrissaient (plus de 200 individus ont été observés). Par contre, deux spécimens semblaient distendus par un contenu digestif qui apparaissait brun rougeâtre. A la dissection, nous avons retiré du jabot, extrêmement dilaté, de gros fragments dans un état de conservation encore suffisamment satisfaisant pour nous permettre de les identifier : il s'agissait d'*Oscarella lobularis* Schm., ce qu'une analyse sur coupe histologique nous a permis de confirmer.

2. Etude expérimentale au laboratoire

Avant d'aboutir à ce résultat, nous avions pratiqué l'examen de boulettes fécales qui n'avait révélé que la présence très sporadique de spicules disparates, interdisant toute conclusion. Par contre, un groupe d'animaux ramenés au laboratoire et placés dans un bac de notre aquarium avec diverses éponges, dont *Oscarella lobularis*, nous a permis un matin suivant, de noter que cette dernière éponge avait été notablement attaquée et que l'un des individus pour le moins avait mangé : il était en effet distendu par un énorme contenu digestif brun rougeâtre. Disséqué, il s'est avéré que le monstrueux contenu digestif était constitué d'*Oscarella lobularis*, ce que nous a confirmé là aussi l'étude histologique. Le jabot, qui est habituellement aplati et assez étroit (pl. phot.1) était ici transformé en un énorme sac d'où nous avons retiré de très gros fragments d'*Oscarella lobularis* non dilacérés (pl. phot. 3 et 4). Pris ultérieurement sur le terrain après un repas semblable, un autre spécimen a éclaté lorsqu'il a été placé dans le fixateur (pl. phot. 2).

Hirsch (1915) a pu décrire un comportement alimentaire analogue chez un autre Pleurobranchidé, *Pleurobranchaea meckeli*. Cette espèce est susceptible de s'attaquer à ses propres congénères (ce que ne fait pas *Berthella plumula*) et cet auteur rapporte qu'un *Pleurobranchaea meckeli* de 41 g avait dans son jabot un de ses congénères pesant 27 g !

a. Description du comportement prédateur vis-à-vis d'*Oscarella lobularis* :

Nous avons déposé deux individus à jeun depuis plus d'une semaine dans un bac transparent posé sur un support vitré sous lequel un miroir incliné à 45 degrés permettait d'observer ces *Berthella plumula* également par leur face ventrale afin de mieux suivre leur comportement vis-à-vis d'*Oscarella lobularis*.

Deux fragments d'éponge, non fixés à un substrat, furent déposés sur le fond. La mobilité de ces fragments constituait un handicap pour le prédateur qui ne pouvait trouver de point d'appui pour en arracher les lambeaux. Néanmoins, l'éponge a été attaquée par ces Mollusques qui en ont ingéré une certaine quantité. L'animal dévagine son mufle ainsi que le montrent les croquis pris sur le vif (fig.1). Le mufle dévaginé amène les pointes des plaques constituant les mâchoires au contact de l'éponge : lorsqu'il s'invagine à nouveau, ces pointes entraînent la nourriture vers la radula qui participe à son acheminement vers la poche stomacale : les machoîres ne sectionnent pas de

bouchées de taille déterminée, mais des fragments de tailles très inégales se rompant d'eux-mêmes aux zones de moindre résistance. Le repas observé a duré 40 minutes.

b. Etude du régime alimentaire de *Berthella plumula*

Nous avions donc établi que ce Mollusque se nourrissait bien d'*Oscarella lobularis*, mais rien ne nous permettait de penser que cette éponge constituait sa nourriture exclusive.

En effet, parmi les formes vivantes que l'on rencontre dans le milieu naturel où vivent les *Berthella plumula*, diverses espèces sont susceptibles de constituer une éventuelle nourriture. Nous pouvons retenir parmi elles, compte tenu de leur présence assez régulière et de leur importance quantitative par rapport à *Berthella plumula*, divers Spongiaires et quelques Tuniciers coloniaux. Il nous semble en effet peu probable que les Annélides sédentaires (Serpuliens), les Hydraires et les Actinies puissent être des proies pour *Berthella plumula*, ceci pour des raisons diverses : soit qu'elles apparaissent difficilement compatibles,malgré leur fréquence,avec les capacités prédatrices de notre Mollusque (*Spirorbis*, *Pomatoceros*), soit qu'elles soient trop sporadiques (Hydraires et Actinies).

Partant de ces principes, nous avons entrepris de déterminer quel pourrait être le régime alimentaire de *Berthella Plumula* en testant principalement les Eponges (puisque l'une d'elles était acceptée) et quelques Tuniciers, en utilisant le dispositif expérimental suivant (fig. 2) :

Un bac cloisonné reçoit en D' l'eau de mer qui passe en D au travers d'un filet à plancton fixé sur un cadre, et de là, gagne au travers d'une cloison finement perforée, les compartiments A et B (ce dispositif a pour but d'égaliser au mieux les débits d'eau en A et B). Les compartiments A et B ne communiquent pas directement entre eux, mais avec un compartiment C, chacun par l'intermédiaire d'un orifice circulaire de 2 cm de diamètre. Une crépine évacue l'eau de mer à partir du compartiment C vers le filtre.

Ce dispositif est placé dans un aquarium marin en circuit fermé, thermostaté à 22°C et à programmation lumineuse par tube fluorescent type lumière du jour, de 8h à 20h.

Deux échantillons de nourriture présumée sont placés l'un en A, l'autre en B, les *Berthella plumula* en C. A la fin de l'expérience, le décompte de ces Mollusques en A ou B ainsi que les éventuelles déprédations sur les échantillons proposés comme nourriture, permettent de conclure quant à leur valeur vis-à-vis du prédateur (1). Ces expériences ont été réalisées de jour et de nuit ; le relevé de jour s'effectue pour des raisons pratiques, au bout de 10 heures, le relevé pour la nuit au bout de 12 heures. Les résultats sont résumés dans le tableau ci-contre.

---

(1) Toutefois, afin d'éviter que les échantillons d'*Oscarella lobularis* soient entièrement dévorés (ce qui aurait faussé l'expérience), ces derniers étaient emprisonnés dans une boîte finement perforée et déposés dans l'un des compartiments A ou B.

Nombre de *B. plumula* en expérience	Espèce testée (1) en A	Espèce testée en B	JOUR			NUIT		
			ind.ds A	ind.ds B	ind.ds C	ind.ds A	ind.ds B	ind.ds C
25	*Oscarella lobularis*	*Dysidea fragilis**	2	0	23	16	2	7
25	" "	*Polymastia sp.**	1	0	24	8	0	17
25	" "	*Mycale sp.**	0	0	25	16	0	9
28	" "	Halichondride sp.*	0	0	28	20	1	7
28	" "	Halichondride sp.*	0	0	28	22	3	3
28	" "	Eponge calcaire *	8	0	20	9	0	19
20	" "	*Myxilla sp.**	3	0	17	5	0	15
20	" "	Axinellide sp.*	0	0	20	8	0	12
20	" "	*Eurypon sp.**	4	0	16	9	0	11
20	" "	*Terpios fugax*	2	0	18	7	0	13
20	*Botryllus schlosseri*	*Botrylloïdes leachi*	0	0	20	0	0	20
20	" "	" "	0	0	20	0	0	20

* Déterminations dues à l'amabilité de Mme. N. Boury-Esnault. Lab. Biol. Inv. marins, Mus. Nat. Hist. Nat. Paris.

Tableau récapitulatif des expériences effectuées pour déterminer le préférendum alimentaire de *Berthella plumula*.

(1) Pour la clarté du tableau, *Oscarella lobularis* apparaît toujours en A ; en réalité, nous avions soin d'inverser la position des espèces testées en comparaison à chaque expérience.

3. Discussion et conclusion

Une certaine distorsion dans ces résultats pourrait être due à l'inégalité des temps au bout desquels les relevés sont faits (10 h. pour le jour, 12 pour la nuit). D'autre part, même si ces animaux ont des moeurs nocturnes, il semble que s'ils sont affamés et placés devant leur nourriture, ils n'attendront pas la nuit pour assouvir leur faim. Malgré cela, les différences entre jour et nuit sont si flagrantes que nous croyons pouvoir affirmer que *Berthella plumula* est de moeurs nocturnes.

En dehors d'*Oscarella lobularis*, ni les échantillons de Spongiaires testés, ni les Tuniciers (*Botryllus* et *Botrylloïdes*) n'ont été acceptés comme nourriture. *B. plumula* se nourrit d'*Oscarella lobularis* à l'exclusion des diverses formes animales que nous avons pu tester. Il ne nous est naturellement pas possible en l'état actuel de nos expériences d'en conclure que le régime de ce Mollusque est monospécifique, quoique cela semble assez probable compte tenu de l'épifaune de sa niche écologique.

Principales références bibliographiques

BURN R., 1962 - On the new pleurobranch subfamily *Berthellinae* (mollusca gastropoda) a revision and new classification of the Species of New South Wales and Victoria, *Mem. natn. Mus. Melb.*, *25*, p.129-148.

EDMUNDS M. et THOMPSON T.E., 1972 - Opisthobranchiate Mollusca from Tanzania IV. *Pleurobranchomorpha*, *Dendronotoidea* and *Arminoïdea*, *Proc. malac. Soc. Lond.*, *40*, p.219-234.

GOHAR H.A.F. et ABUL-ELA L.A., 1957 - The development of *Berthellina citrina*. (Mollusca, Opisthobranchiata), *Publ. Mar. Biol. Stat. Al Ghardaga*, *9*, p.69-84.

GRAHAM A., 1955 - Molluscan Diets, *Proc. Malac. Soc. Lond.*, *31*, p.144-159.

GRASSE P., 1968 - Traité de Zoologie. Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes, *Masson édit.* Paris, *5*, 3, 1083 p.

HIRSCH Ch., 1915 - Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden, *Zool. Jb.* (Zool. Phys.), *35*, p. 357-504.

LACAZE - DUTHIERS H., 1859 - Histoire anatomique et physiologique du pleurobranche orangé, *Ann. Sci. Nat. Zool.*, *11*, p.201-302.

MARCUS E. et MARCUS E., 1955 - Sea-Hares and Side-gilled slugs from Brazil, *Bol. Inst. Oceânograf. Sao Paulo*, *6*, p.3-48.

PRUVOT - FOL A., 1954 - Mollusques Opisthobranches ; *Faune Fr.*, *58*, *Lechevalier édit.* Paris, 460 p.

RUPPEL E. et LEUCKART F.S., 1828 - New wirbellose Thiere des Rothen Meeres. In : E-Rüppell, Atlas zu der Reise im Nördlichen Afrika, *Bromer*, Frankfurt-am-Main.

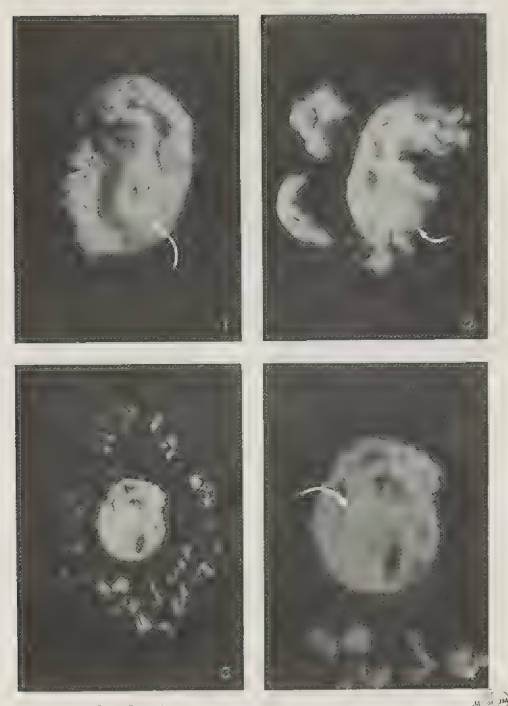
THOMPSON T.E. et SLINN D.J., 1959 - On the biology of the Opisthobranch *Pleurobranchus membranaceus*, *J. mar biol. Ass. U.K.*, *38*, p.507-524.

THOMPSON T.E., 1970 - Eastern Australian *Pleurobranchomorpha*, (Gastropoda, Opisthobranchiata), *Journ. Zool.*, *(London)*, *160*, p.173-198.

VAYSSIERE A., 1896 - Description de deux espèces nouvelles de Pleurobranchidés, *Journ. Conchyl.*, *44*, p.353-356.

VAYSSIERE A., 1898 - Monographie de la famille des Pleurobranchidés I., *Ann. Sci. Nat. Zool.*, *8*, (8), p.209-402.

VAYSSIERE A., 1906 - Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opisthobranches de la Mer Rouge et du Golfe d'Aden, *Ann. Fac. Sci. Marseille*, *16*, p.1-72.



Explications de la planche

Photo 1 - *B.plumula* à jeun, vue par sa face ventrale, sole pédieuse enlevée, afin de montrer le jabot aplati, formant un arc de cercle sous la glande digestive (flèche).

Photo 2 - Individu vu de profil fixé sans anesthésie après un imposant repas : la masse viscérale distendue postérieurement (flèche) a éclaté et trois énormes fragments à gauche et en bas s'en sont échappés.

Photo 3 - Autre individu vu par sa face ventrale, sole pédieuse et paroi ventrale du jabot ôtées. Le contenu de cette dernière a été déposé tout autour de l'animal.

Photo 4 - Détail du même, montrant la cavité digestive (flèche). En haut de cette dernière, l'abouché de l'oesophage ; en bas à droite, celui de la glande digestive et de l'intestin (tâches sombres).

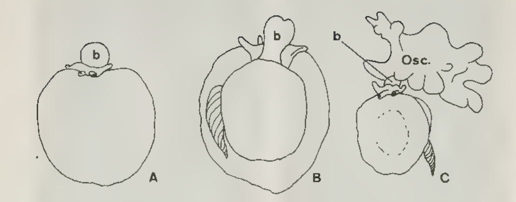


Fig.1 - Croquis, pris sur le vif, de *B.plumula* se nourrissant d'un fragment d'*Oscarella lobularis*.A et C : individus en vue dorsale ; B : vue ventrale ; b : bulbe buccal ; Osc.: *Oscarella*.

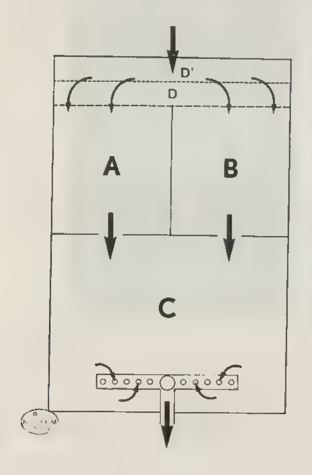


Fig.2 - Schéma du dispositif expérimental mis en oeuvre pour déterminer le préférendum alimentaire de *B.plumula*. Les flèches indiquent le sens du courant.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p.281-285

OBSERVATIONS SUR LES CRISTAUX ELABORES PAR LA GLANDE VESTIBULAIRE DE *MILAX NIGRICANS* (SCHULTZ). GASTROPODA. PULMONATA.

par Diletto Quattrini et Silvano Focardi*

RESUME

Pendant la période de la reproduction la glande vestibulaire de *Milax nigricans* (Schultz) élabore des cristaux, qui sont déversés dans les conduits excréteurs de la glande.

Plusieurs données d'observation semblent indiquer que ces cristaux sont constitués par des matériaux inorganiques, probablement par du $CaCO_3$, sous forme de calcite. Ils pourraient représenter les matériaux responsables des fonctions de stimulation et d'excitation que l'on attribue à l'organe corniforme, analogues au dard présent dans d'autres espèces de Gastéropodes.

OBSERVATIONS ON THE CRISTALS ELABORATED BY THE VESTIBULAR GLAND OF *Milax nigricans* (SCHULTZ). GASTROPODA PULMONATA.

SUMMARY

An electron microscopic survey has been made on the vestibular gland of a common species of slug, *Milax nigricans* (Schultz). This gland belongs to the genital apparatus. During the reproduction period it gives rise to a great many crystals, generally of submicroscopic size, constantly enclosed in granules of secretion built into Golgi's apparatus. These crystals are released into excretory duct lumen carrying secretory products of the gland to the corniform organ.

These crystals sometimes show the aspect of rhomboedra. Their electron-opacity vanishes after treatment with HCl or formic acid ; if the gland is treated with H_2SO_4, some needle-shaped crystals will appear, probably $CaSO_4$. These data would seem to indicate that the crystals are made of $CaCO_3$ as calcite. They should represent the materials responsible for stimulating and exciting functions ascribed to the corniform organ, as the dart existing in other species of Gastropods.

---

* Istituto di Anatomia comparata dell'Università di Siena. Via delle Cerchia n.3. 53100 Siena.

Matériel et méthodes

Le matériel d'étude provenait toujours de spécimens sacrifiés pendant la période de la reproduction. Ils appartenaient à une espèce commune de limace, *Milax nigricans* (Schultz), récoltée dans les jardins de Sienne ou élevée en laboratoire. Ce matériel a été fixé pendant deux heures à la glutaraldéhyde 5 %, postfixé pendant deux heures au OsO_4 1 %, inclus dans un mélange d'Epon et d'Araldyte, contrasté sur coupes par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb et examiné avec le microscope Zeiss EM 9 A. Une partie des coupes, avant d'être contrastées, ont été traitées pendant 15 minutes à l'HCl 5 % ou à l'acide formique 2 %. Pour la recherche du calcium selon la méthode de Marsh et Shive (1941), nous avons traité la glande vestibulaire (aussitôt prélevée chez les animaux et homogénéisée) par l'H_2SO_4 10 %.

Observations

La glande vestibulaire de *Milax nigricans* est un organe annexe de l'appareil reproducteur , en rapport avec l'organe corniforme, structure typique et exclusive de quelques espèces du genre *Milax*, à qui l'on attribue une fonction de stimulation et d'excitation pendant l'accouplement.

Pendant la période de la reproduction cette glande élabore des cristaux (fig.1-4), que nous avons signalés dans des notes précédentes (Focardi et Quattrini, 1974 ; Quattrini et Focardi, 1974), et qui, d'évidence , n'avaient jamais été remarqués par d'autres chercheurs.

Les cristaux sont élaborés à l'intérieur de grains de sécrétion, présents dans le cytoplasme et dérivant de l'appareil de Golgi (fig.1-4).

Les cristaux ont en général des dimensions beaucoup inférieures au micron. On les trouve en nombre très élevé (même par centaines dans un seul grain de sécrétion). Lorsqu'ils apparaissent, ils montrent une faible opacité électronique ; puis ils deviennent peu à peu entièrement électro-opaques. A la fin de cette évolution ils sont déversés dans les conduits excréteurs de la glande (fig. 2 et 3) qui les acheminent vers l'organe corniforme.

Les cristaux ne montrent jamais une structure périodique ; ils ont souvent la forme de rhomboèdres ; leur opacité aux électrons disparaît après un traitement à l'acide chlorhydrique ou à l'acide formique (photo 4), à la température du milieu ; si la glande vient d'être traitée par l'acide sulfurique il s'y forme des cristaux aciculaires, qui paraissent être du $CaSO_4$. Ces données semblent indiquer que ces cristaux ne sont pas constitués par des substances organiques (à première vue on pourrait penser à des protéines), mais par des matériaux inorganiques, probablement par du $CaCO_3$, sous forme de calcite. Ils pourraient représenter les matériaux responsables des fonctions de stimulation et d'excitation que l'on attribue à l'organe corniforme, analogues au dard présent dans d'autres espèces de Gastéropodes.

Remerciements

Nous remercions le Directeur et les techniciens de l'Institut de Botanique de l'Université de Sienne, qui ont mis à notre disposition leur équipement pour la microscopie électronique.

Références bibliographiques

FOCARDI S. et QUATTRINI D., 1974 - Osservazioni sulla ghiandola vestibolare di *Milax nigricans* (Schultz), *Boll. Soc. It. Biol. Sper.*, *50*, p.1378-1384.

MARSH R.P. et SHIVE J.W., 1941 - Boron as a factor in calcium metabolims of the corn plant, *Soil. Sci.*, *51*, p.141-152.

QUATTRINI D. et FOCARDI S., 1974 - Ulteriori osservazioni sulla ultrastruttura della ghiandola vestibolare di *Milax nigricans* (Schultz), *Boll. Soc. It. Biol. Sper.*, *50*, p.1976-1979.

Légende des figures

Fig. 1 : Partie du cytoplasme d'une cellule de la glande vestibulaire de *Milax nigricans*. On y observe de nombreux grains de sécrétion, dont beaucoup renferment des cristaux. Photographie prise au microscope électronique (Glutaraldéhyde, OsO_4, acétate d'uranyle et citrate de plomb) (X 6 500).

Fig. 2 : Quelques cristaux élaborés par la glande vestibulaire de *Milax nigricans* sont en train de passer dans un conduit excréteur. Photographie prise au microscope électronique (Glutaraldéhyde, OsO_4, acétate d'uranyle et citrate de plomb) (X 18 000).

Fig. 3 : Cristaux élaborés par la glande vestibulaire de *Milax nigricans* et déversés dans un conduit excréteur de la glande. Photographie au microscope électronique (Glutaraldéhyde, OsO_4, acétate d'uranyle et citrate de plomb) (X 16 000).

Fig. 4 : Grains de sécrétion dans le cytoplasme d'une cellule de la glande vestibulaire de *Milax nigricans* après traitement à l'HCl. Une grande partie du contenu des cristaux a été emportée par l'acide. Photographie prise au microscope électronique (Glutaraldéhyde, OsO_4, acétate d'uranyle et citrate de plomb) (X 16 000).

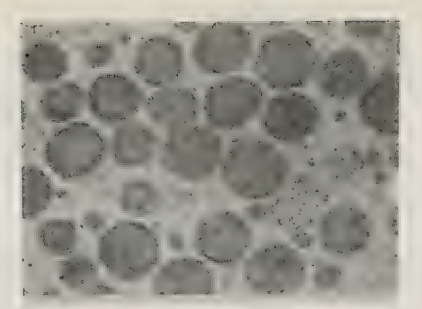


Fig. 1

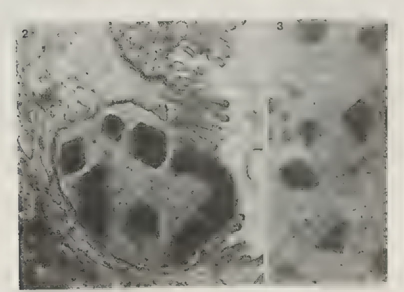


Fig. 2 Fig. 3

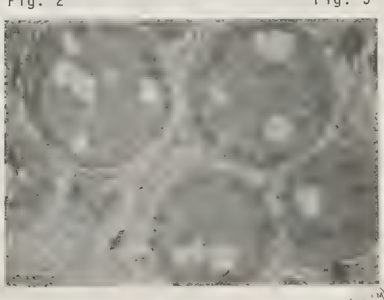


Fig. 4



Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 287-296

LE FOIE EMBRYONNAIRE DE *SEPIA OFFICINALIS* L. (MOLLUSQUE CEPHALOPODE). I - ORGANOGENESE

par Jacques Lemaire*, Alain Richard* et Walter Decleir**

RESUME

Les ébauches de l'"hépatopancréas" apparaissent très tôt, au stade 20, sous forme de deux évaginations de l'intestin moyen. Les parties antérieures de ces diverticules, qui se situent de part et d'autres du sac vitellin sont à l'origine du "foie". La croissance de cet organe est étroitement liée à celle du sac vitellin interne.

L'évolution de la structure de l'épithélium hépatique a été suivie au microscope électronique. A partir du stade 27, les caractères cytologiques de la cellule hépatique (présence de "boules", cytoplasme riche en ergastoplasme et ribosomes libres ...) témoignent d'une activité sécrétrice. Ces résultats montrent que le foie devient fonctionnel et nous permettent de penser qu'il intervient dans le métabolisme embryonnaire durant les dernières phases de l'embryogenèse.

THE EMBRYONIC LIVER OF *Sepia officinalis* L. (CEPHALOPOD MOLLUSC). I - ORGANOGENESIS

SUMMARY

The rudiments of the "hepatopancreas" appear early, in stage 20, as a pair of diverticula, given off from the midgut. The anterior part which lies against the yolk-sac will become the "liver". The growth of the liver exhibits a close relationship to the development of the inner yolk-sac.

An electron microscopic study has been made of the hepatic epithelium at different embryonic stages. From stage 27, the cytologic aspects of the hepatic cell (presence of "balls", cytoplasm with well developped granular endoplasmic reticulum and free ribosoms...) give evidence of secretory activity. These ultrastructural features show that the liver becomes functional and allow us to think that it plays a part in the embryonic metabolism during the last stages of embryogenesis.

---

* Institut de Biologie Maritime et Régionale - 62930 WIMEREUX

** Laboratoire de Biochimie, R.U.C.A., Slachthuislaan 68, B-2000 ANTWERPEN (Belgique)

Les données embryologiques sur le "foie" des Céphalopodes résultent essentiellement de travaux effectués chez les Octopodes (Boletzky, 1967 ; Sacarrao, 1943, 1945, 1952) et parmi les Décapodes chez *Loligo* (Boletzky, 1974 ; Portmann, 1926 ; Portmann et Bidder, 1928). Ces auteurs se sont attachés à montrer plus particulièrement le rôle du syncitium vitellin et du foie dans le mécanisme de la résorption du vitellus. Cependant, nos connaissances sur la structure du "foie" embryonnaire et de son évolution au cours de l'embryogenèse sont très succinctes. Dans le cadre de recherches physiologiques relatives au développement de *Sepia officinalis* L., dont les premiers résultats ont été publiés (Decleir et coll., 1970, 1971), il nous a paru nécessaire d'aborder cette étude.

Matériel et techniques

Les oeufs proviennent de femelles récoltées par chalutage et élevées au laboratoire selon la technique mise au point par Richard (1966, 1971). Les stades embryonnaires auxquels nous nous référons sont ceux décrits dans la table de développement de *Sepia officinalis* L. (Lemaire, 1970), les indications de taille sont celles de la longueur dorsale du manteau.

Les coupes histologiques d'embryons et de jeunes seiches ont été réalisées selon les méthodes classiques. Les embryons destinés à l'étude au microscope électronique sont fixés au glutaraldéhyde à 3 % suivi d'une post-fixation osmique. Après inclusion à l'épon, les coupes réalisées à l'ultrotome L K B ont été examinées au Siemens Elmiskop I. Les coupes semi-fines pour la microscopie photonique ont été colorées soit au bleu de toluidine, soit à la fuchsine basique-bleu de méthylène, soit à l'O.T.O. pour la mise en évidence des lipides(1).

Résultats

1. Origine et développement de l'ébauche hépatique

Le "foie" (2) et le "pancréas" qui représentent chez l'adulte deux organes bien individualisés l'un par rapport à l'autre, ont une origine commune. Les ébauches de l'"hépatopancréas" apparaissent très tôt, aux environs du stade 20, sous la forme de deux évaginations latérales de l'intestin moyen (Pl. I, fig. a). Ces diverticules hépatopancréatiques s'accroissent au fur et à mesure que le vitellus pénètre à l'intérieur de l'embryon ; leur extension se fait en direction antéro-postérieure. Les parties antérieures des diverticules hépatopancréatiques, qui se situent de part et d'autre du vitellus sont à l'origine du "foie", alors que leurs portions postérieures, qui s'étendent en arrière, représentent les ébauches du "pancréas".

---

(1) Avec la collaboration technique de F. BONET. L.A. n° 148 - Université de Lille I

(2) Le "foie" et le "pancréas" constituent selon la terminologie adoptée par WEEL (1974) la "glande digestive de l'intestin moyen".

Au stade 23 (L = 1,1 mm), le "foie" se présente comme deux tubules symétriques, de section elliptique, plaqués contre le sac vitellin interne, et séparés de ce dernier par plusieurs couches de cellules mésodermiques (Pl. I, fig. f). Sous l'effet de la pression exercée par le vitellus (Ranzi, 1928, 1931), les ébauches hépatiques se trouvent comprimées entre le sac vitellin interne et la paroi du corps. Au stade 25, le "foie" est constitué de 2 tubules à lumière très réduite, allongés en direction dorso-ventrale (Pl. I, fig. b). De nombreuses mitoses indiquent une croissance très active de cet organe.

Le développement du "foie" se poursuit régulièrement et à partir du stade 26, sa structure devient plus complexe avec l'apparition d'un système de lobules, l'ensemble formant une sorte d'enclave dans le vitellus, de part et d'autre du lobe vitellin antérieur (Pl. I, fig. c). A la fin de la période embryonnaire le foie se présente sous forme de 2 lobes symétriques divisés en de nombreux lobules séparés par des cellules conjonctives (Pl. I, fig. d, g). Des espaces sanguins se développent entre les lobules hépatiques et sont à l'origine d'une vascularisation importante. Les cellules mésodermiques qui, au stade 25, séparaient les ébauches du "foie"du vitellus, ont presque totalement disparu. Le foie se trouve en contact étroit avec le syncitium vitellin, n'étant séparé de ce dernier que par une fine couche de cellules endothéliales et de péricytes.

Au stade de l'éclosion, contrairement à ce que l'on rencontre chez *Loligo* (Portman et Bidder, 1928), le foie n'englobe pas tout le lobe vitellin antérieur ; chez la seiche, les lobes hépatiques restent localisés dans les régions ventro-latérales de ce dernier, mais ils sont par contre plus développés en direction centripète que chez le calmar (Pl. I, fig. d).

Après éclosion, on assiste à un développement considérable du foie qui englobe totalement le vitellus et se substitue progressivement à lui (Lemaire, 1971). Finalement, le lobe vitellin antérieur disparaît et se trouve remplacé par deux grands lobes hépatiques formés de nombreux lobules richement vascularisés (Pl. I, fig. e).

2. Evolution de la structure du foie

Cette étude a été réalisée à différents stades de la vie embryonnaire et poursuivie après éclosion, sur de jeunes seiches de 2 cm. L'évolution de la structure du foie peut se résumer en deux étapes.

a. Foie d'embryons des stades 22 à 26

L'épithélium qui tapisse les tubules du foie est un épithélium simple, reposant sur une mince membrane basale et constitué d'une couche de cellules toutes semblables entre elles (Pl. I, fig. f); les noyaux volumineux, ovoïdes se caractérisent par une faible densité en ADN : les grains chromatiniens épars sont répartis dans le nucléoplasme très clair. Les amas nucléolaires sont au nombre de 1 ou 2 : on y distingue une partie fibreuse (*pars fibrosa*) et une partie granuleuse (*pars granulosa*). Dans le hyaloplasme très clair également (Pl. II, fig. a, b), l'organite essentiel est constitué par la mitochondrie, aux crêtes tubulaires relativement nombreuses. Le réticulum endoplasmique est diffus : quelques saccules étroits sont visibles au voisina-

ge des mitochondries. Quant aux dictyosomes, ils ne semblent pas être présents dans la cellule hépatique à ces stades. On note également la présence de ribosomes et de granules de nature probablement glycogénique éparpillés dans le cytoplasme.

Une telle structure permet de conclure que, jusqu'au stade 26, le foie embryonnaire est totalement inactif et n'intervient pas dans le métabolisme embryonnaire.

b. Foie d'embryons des stades 27 à l'éclosion.

A partir du stade 27, l'épithélium des lobules hépatiques présente un aspect tout à fait différent. Les cellules peu différenciées qui ont été décrites ci-dessus constituent encore l'élément cellulaire le plus abondant. Mais l'épithélium comporte en outre des cellules caractérisées par des inclusions sphériques de taille variable (Pl. II, fig. c). Ce sont les cellules à "boules" ainsi nommées par Cuenot (1907) et qui ont été particulièrement étudiées chez l'adulte par Boucaud-Camou (1968, 1971, 1974). Ces cellules sont beaucoup plus hautes et ont une forme de massue. Le noyau, sphérique, occupe la partie basale alors que les "boules" se localisent plutôt dans la région apicale.

La cellule à "boules" montre un aspect ultrastructural différent qui témoigne d'une activité sécrétrice. Le cytoplasme est devenu très riche en ergastoplasme qui se localise surtout dans les régions médiane et proximale de la cellule. Les citernes ergastoplasmiques forment un réseau qui s'organise en travées étroites, parfois dilatées, bordées de très nombreux ribosomes (Pl. II, fig. d). De nombreuses mitochondries à crêtes tubulaires bien développées se situent entre les lamelles ergastoplasmiques (Pl. II, fig. d). Par endroits, on observe des formations golgiennes en pleine phase d'activité sécrétoire (Pl. II, fig. e). Ces dictyosomes sont constitués par des empilements de 4 à 5 saccules étroits qui libèrent quelques petites vésicules à leurs extrémités. Des ribosomes libres et des granules de glycogène sont également présents dans le hyaloplasme.

Les "boules" qui occupent la région apicale sont des inclusions de taille variable, denses aux électrons et limitées par une membrane unitaire (Pl. II, fig. g). Quelques rares inclusions lipidiques sont également présentes au voisinage des "boules". Comme le signale Boucaud-Camou (1972), elles se distinguent des "boules" car elles ne possèdent pas de membrane unitaire ; de plus elles apparaissent beaucoup plus claires (Pl. II, fig. g).

L'extrémité apicale de ces cellules se termine par une bordure en brosse constituée par des rangées régulières de microvillosités particulièrement riches en glycogène, bien mis en évidence par la réaction de Thiery (Pl. II, fig. f).

La présence de ces cellules à "boules", leurs caractères ultrastructuraux témoignent que le foie devient fonctionnel durant les derniers stades de la vie embryonnaire. Après l'éclosion, l'épithélium hépatique poursuit sa différenciation et se trouve constitué essentiellement par des cellules à "boules". Parallèlement la cellule "à boules" acquiert une structure plus complexe, tout à fait comparable à celle décrite chez l'adulte par Boucaud-Camou (1974). Les "boules" deviennent abon-

dantes dans la région médiane de la cellule alors que le pôle apical est souvent occupé par une vacuole remplie de cristaux (Pl. II, fig. h, i). Les inclusions lipidiques sont devenues très abondantes et s'intercalent entre les "boules" (Pl. II, fig. i).

Nos résultats montrent que jusqu'au stade 26 (L = 3 mm), le foie est un organe inactif du point de vue physiologique. Passé ce stade, la structure de l'épithélium hépatique se modifie avec la différenciation des cellules à "boules". Or, si l'on se réfère aux résultats de Boucaud-Camou (1974), il apparaît que la cellule à "boules" "est une véritable usine autonome, capable d'assurer successivement quatre fonctions : sécrétion d'enzymes digestives, absorption, métabolisme et stockage de diverses substances et excrétion, au cours d'un cycle complexe en partie lié au déroulement de la digestion". On peut donc concevoir que le foie embryonnaire devient fonctionnel à partir du stade 27. Si l'on considère que c'est durant les stades 27 à 30 que s'effectuent, d'une part le passage régulier du vitellus du sac vitellin externe dans l'interne (Lemaire, 1972) et d'autre part la différenciation des bandes hémocyaniques VII, VI et V (Decleir et coll., 1971), il est permis de penser que le foie intervient dans les mécanismes physiologiques dont l'étude est actuellement en cours.

Références bibliographiques

BOLETZKY S.V., 1967 - Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von *Octopus vulgaris* Lam., *Rev. suisse Zool.*, *74*, p. 555-562.

BOLETZKY S.V., 1974 - A contribution to the study of yolk absorption in the Cephalopoda, *Z.Morph. Tiere*, *80*, p. 229-246.

BOUCAUD-CAMOU E., 1968 - Etude histologique et histochimique de l'appareil digestif de *Sepiola atlantica* d'Orbigny et *Sepia officinalis* L., *Bull. Soc. Linn. Normandie*, *9*, p. 220-243.

BOUCAUD-CAMOU E., 1971 - Les cellules "à boules" du foie de *Sepia officinalis* L., *Haliotis*, *1*, p. 3-4.

BOUCAUD-CAMOU E., 1972 - Premières données sur l'infrastructure du foie de *Sepia officinalis* L., *Bull. Soc. Zool. France*, *97*, p. 197-203.

BOUCAUD-CAMOU E., 1974 - Etude de l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Essai d'analyse expérimentale des phénomènes digestifs. Thèse Univ. Caen, C.N.R.S. AO. 8274.

CUENOT L., 1907 - Fonctions absorbantes et excrétrices du foie des Céphalopodes, *Arch. Zool. exp. gén.*, *7*, p. 227-245.

DECLEIR W., LEMAIRE J., RICHARD A., 1970 - Determination of copper in embryos and very young specimens of *Sepia officinalis*, *Mar. Biol.*, *5*, p. 256-258.

DECLEIR W., LEMAIRE J., RICHARD A., 1971 - The differentiation of blood proteins during ontogeny in *Sepia officinalis* L., *Comp. Biochem. Physiol.*, *40B*, p. 923-930.

LEMAIRE J., 1970 - Table de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode), *Bull. Soc. Zool. France*, *95*, p. 773-782.

LEMAIRE J., 1971 - Etude du développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Sc. Tech. Lille I.

LEMAIRE J., 1972 - Origine et évolution du système coelomique et de l'appareil génital de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode), *Ann. Embr. Morph.*, *5*, p. 43-59.

PORTMANN A., 1926 - Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*, *Z. Morph. Tiere*, *5*, p. 406-423.

PORTMANN A. et BIDDER A.M., 1928 - Yolk absorption in *Loligo* and the function of the embryonic liver and pancreas, *Quart. J. Micr. Sci.*, *72*, p. 301-324.

RANZI S., 1928 - Suscettibilità differenziale nello sviluppo dei Cefalopodi (Analisi sperimentale dell'embriogenesi), *Publ. Staz. Zool. Napoli*, *9*, p. 81-159.

RANZI S., 1931 - Resultati di recerche di embryologia sperimentale sui Cefalopodi, *Arch. Zool. ital.*, *16*, p. 403-408.

RICHARD A., 1966 - La température, facteur externe essentiel de croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L., *C.R. Acad. Sci. Paris*, *263*, p. 1138-1141.

RICHARD A., 1971 - Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Univ. Lille I. C.N.R.S. AO 6479.

SACARRAO G.F., 1943 - Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'*Eledone*, *Arq. Mus. Bocage*, *14*, p. 25-35.

SACARRAO G.F., 1945 - Etudes embryologiques sur les Céphalopodes, *Arq. Mus. Bocage*, *16*, p. 33-70.

SACARRAO G.F., 1952 - Sur l'origine et le développement ontogénétique des ébauches du foie et de la glande du noir des Céphalopodes, avec des remarques sur leur importance évolutive, *Rev. Fac. Ci. Lisboa* (II C), *4*, p. 205-214.

WEEL P.B. van, 1974 - "Hepatopancreas" ? *Comp. Biochem. Physiol.*, *47A*, p. 1-9.

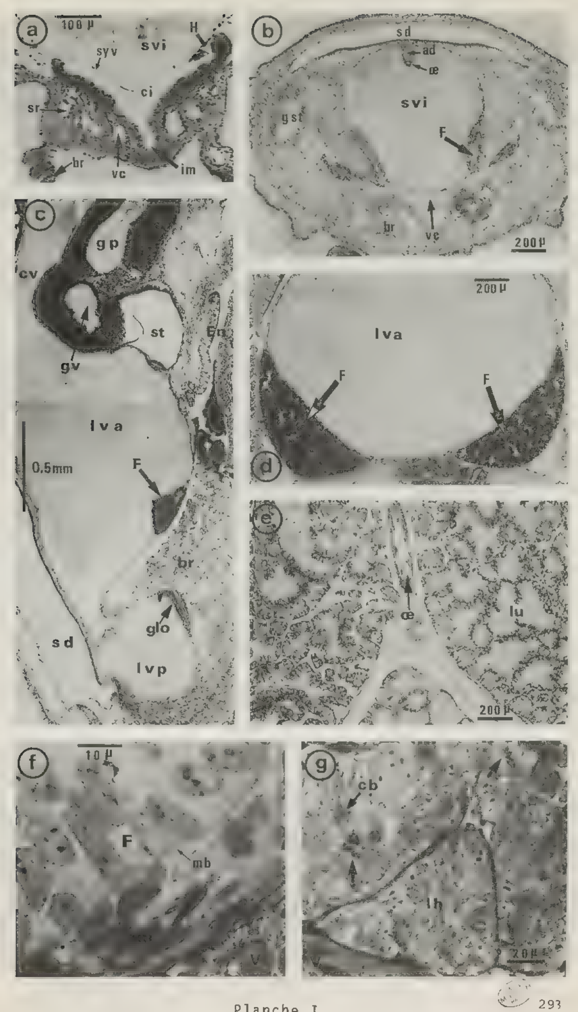

a
100 µ
svi
H
syv
ci
sr
br
vc
im
b
sd
ad
œ
svi
gst
F
br
vc
200 µ
c
gp
cv
st
gv
lva
0.5mm
F
br
glo
sd
lvp
200 µ
lva
F
F
d
e
œ
lu
200 µ
f
10 µ
F
mb
g
cb
lh
20 µ

Planche I

Légende de la planche I

fig. a – Coupe frontale d'un embryon au stade 20.

fig. b – Coupe transversale d'un embryon au stade 23.

fig. c – Coupe longitudinale parasagittale d'un embryon au stade 27.

fig. d – Coupe frontale d'un embryon au stade 29.

fig. e – Foie d'une seiche agée de 12 jours.

fig. f – Coupe semi-fine du foie d'un embryon au stade 24

fig. g – Coupe semi-fine du foie d'un embryon au stade 29 : de nombreuses cellules hépatiques résentent des figures de mitoses (flèches).

a.d. : aorte dorsale ; br. : branchie ; c.m. : cellules mésodermiques ; c.v. : canal vitellin ; c.b. : cellule à "boules" ; c.i. : cavité intestinale ; En. : entonnoir ; F. : foie ; gl.o. : glande de l'oviducte ; g.p. : ganglion pédieux ; g.st. : ganglion stellaire ; g.v. : ganglion viscéral ; H. : hépatopancréas ; i.m. : intestin moyen ; l.h. : lobule hépatique ; lu. : lumière du lobule hépatique ; l.v.a. : lobe vitellin antérieur ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; m.b. membrane basale ; oe. : oesophage ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.r. : sac rénal ; s.v.i. : sac vitellin interne ; st.: statocyste ; sy.v. : syncitium vitellin ; v.c. : veine cave ; V. : vitellus.

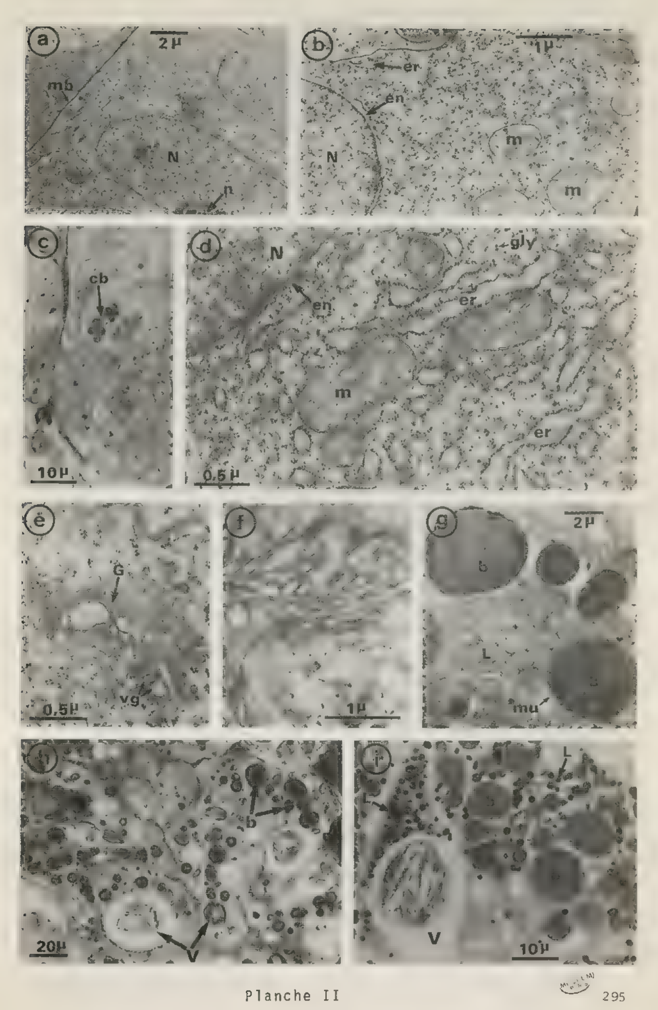

a
2µ
mb
N
n
b
1µ
er
en
N
m
m
c
cb
10µ
d
N
gly
en
er
m
er
0.5µ
e
G
vg
0.5µ
f
1µ
g
2µ
b
L
mu
b
V
20µ
i
L
L
V
10µ

Planche II

Légende de la planche II

fig. a et b : Foie d'embryon au stade 25

a - vue d'ensemble (G^t 5000)

b - détail de la cellule hépatique au stade 25 (G^t 15000).

fig. c, d, e, f : Foie d'embryon au stade 29

c - cellule à "boules" - coupe semi-fine colorée au bleu de toluidine

d - détail du cytoplasme de la cellule à "boules" au stade 29 (G^t 30 000)

e - appareil de Golgi en activité (G^t 30 000)

f - région apicale de la cellule à "boules" : mise en évidence du glycogène par la réaction de Thiery - (G^t 20 000).

fig. g : Foie d'une jeune seiche de 2 cm : "boules" et inclusions lipidiques (G^t 5 000)

fig. h et i : Foie d'une seiche de 5 cm

h - coupe semi-fine colorée au bleu de toluidine

i - coupe semi-fine colorée à l'O.T.O. pour la mise en évidence des lipides.

b : "boules" ; c.b. : cellules à boules ; e.n. : enveloppe nucléaire ; er. : ergastoplasme ; G. : golgi ; gly. : glycogène ; L. : inclusions lipidiques ; m. : mitochondrie ; m.b. membrane basale ; m.u. : membrane unitaire ; n. : nucléole ; N. : noyau ; v.g. : vésicules golgiennes ; V. : vacuole à cristaux.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 297-313

ASPECTS DU CENTROSOME ET DES AUTRES ORGANITES CELLULAIRES AU COURS DE L'ORIENTATION SEXUELLE DES GONOCYTES AU SEIN DE LA GONADE POSTEMBRYONNAIRE DU MOLLUSQUE GASTEROPODE HERMAPHRODITE *HELIX ASPERSA* Müller

par André Guyard*

RESUME

L'orientation sexuelle des gonocytes dans l'ovotestis postembryonnaire d'*Helix aspersa* fait l'objet d'une étude ultrastructurale. Les principaux organites des différentes catégories cellulaires composant la glande hermaphrodite sont étudiés en suivant la filiation cytologique. L'ébauche gonadique est formée de cellules-souches de la gamétogénèse d'aspect somatique qui engendrent, après un processus de germinalisation, de véritables gonocytes. Ces gonocytes ou protogonies se différencient d'abord en spermatogonies dont le centrosome comporte toujours deux centrioles et qui se multiplient activement dans la lumière de la gonade. Puis, au sein de l'épithélium germinatif, d'autres protogonies s'engagent dans un processus de préméiose et s'accroissent en ovocytes primaires dont l'appareil centrosomial ne possède qu'un unique centriole. L'origine et l'unicité de la lignée germinale, la sexualisation et les mécanismes de l'orientation sexuelle de la protogonie sont discutés en se référant à la présence de deux centrioles dans la lignée mâle et d'un seul centriole dans la lignée femelle.

ASPECTS OF THE CENTROSOME AND OTHER CELLULAR ORGANELLES IN THE SEXUALIZATION OF GERM CELLS WITHIN THE POSTEMBRYONIC GONAD OF THE HERMAPHRODITIC GASTROPOD MOLLUSC, *Helix aspersa* Müller

SUMMARY

The sexualization of germ cells in the postembryonic ovotestis of *Helix aspersa* is, here, the object of an ultrastructural study. The principal organelles of the different cellular kinds forming the hermaphroditic gland are studied by tracing the cytologic filiation. The gonad rudiment is composed of progerminative indifferent cells of somatic aspect which, after a process of germinalization, reproduce veritable germ cells. These germ cells of protogonia differentiate, first, into spermatogonia, the centrosome of which always bears two centrioles and which multiply actively in the lumen of the gonad. Then, within the germinal epithelium, other protogonia enter the premeiotic phase and multiply into primary oocytes whose centrosomial apparatus contains but a single centriole. The origin and unicity of the germ track, the sexualization and its mechanisms are discussed with reference to the presence of two centrioles in the male track and only one in the female track.

---

* Laboratoire de Biologie animale, U.E.R. Sciences Exactes et Naturelles, Centre Universitaire Antilles-Guyane, B.P. 592, 97167 Pointe à Pitre cedex Guadeloupe (F.W.I.)

Dans l'ovotestis des Gastéropodes Pulmonés adultes coexistent dans chaque acinus les cellules germinales des deux sexes. Tous les gonocytes proviennent d'un même épithélium germinatif qui tapisse la paroi (P. Ancel, 1903). Chez *Helix aspersa*, il n'existe pas de zones privilégiées dans la production de gamètes mâles ou de gamètes femelles et tout secteur de l'épithélium germinatif est susceptible d'engendrer des gonocytes d'un sexe ou de l'autre (A. Guyard, 1971). En outre, par la méthode des cultures organotypiques, nous avons pu montrer que tout gonocyte voué *in vivo* à un destin mâle prenait une orientation femelle *in vitro* sur milieu anhormonal. Chaque gonocyte à l'origine est donc capable d'évoluer soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle. Cette bipotentialité sexuelle entraîne-t-elle une structure particulière au niveau du gonocyte indifférencié ? En outre, le mécanisme de la sexualisation est-il visualisable à l'échelon des organites cellulaires ?

Pour tenter de répondre à cette question, nous avons utilisé des sujets suffisamment jeunes pour que leur gonade soit sexuellement indifférenciée. L'apparition de la gonade étant contemporaine de l'éclosion (H. Rouzaud, 1885), nous avons opéré au stade postembryonnaire chez l'escargot Petit-Gris, *Helix aspersa* Müller.

I. Matériel et technique

Le prélèvement de l'ébauche gonadique a lieu sur fond de cire dentaire dans le fixateur (glutaraldéhyde-tampon phosphate 0,05 M) à l'aide d'aiguilles de verre noir. Après post-fixation au tétroxyde d'osmium, la pièce est incluse dans l'épon selon J.H. Luft puis coupée à l'ultramicrotome OmU_2 Reichert après repérage par des coupes semi-fines colorées au bleu de toluidine. Dans la mesure du possible, on s'est constamment efforcé d'obtenir des coupes ultrafines sériées recueillies sur des grilles pour la plupart garnies d'un film de parlodion. Les préparations sont contrastées à l'acétate d'uranyle-citrate de plomb selon E.S. Reynolds (1963). On a également procédé à l'examen ultrastructural d'ovocytes autodifférenciés à la suite de cultures organotypiques sur milieu gélosé anhormonal (A. Guyard, 1969).

II. Résultats

Dans le mois qui suit l'éclosion, la gonade est le théâtre d'une évolution cellulaire dont on peut résumer ainsi la filiation (A. Guyard, 1971) :

A partir de cellules-souches morphologiquement identiques, l'épithélium germinatif engendre différentes catégories cellulaires qui se différencient en deux étapes principales (Fig. A et B).

Tout d'abord, certaines cellules-souches acquièrent un "aspect germinal" se transformant ainsi en protogonies ou cellules germinales indifférenciées. Ces protogonies constituent les cellules-mères des spermatogonies primordiales qui sortent de l'épithélium germinatif à la suite de mitoses perpendiculaires à la paroi et des cellules basales pariétales qui constitueront de véritables réservoirs trophiques pour les spermatogonies (Fig. C).

Puis après que la multiplication spermatogoniale ait complé la lumière gonadique, se différencient au sein de l'épithélium germinatif d'autres protogonies qui s'accroissent en ovocytes primaires s'engageant dans un processus de préméiose et s'entourent de cellules folliculeuses tout en restant cantonnées sur la paroi (fig. D).

L'exploration ultrastructurale des différentes catégories de cellules représentant la filiation des gonocytes va nous permettre de déceler des différences dans l'aspect des organites visibles au microscope électronique.

1. La cellule-souche.

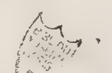
A l'éclosion, la gonade d'*Helix aspersa* se présente comme un îlot cellulaire enveloppé d'une couche mésenchymateuse et encastré dans la partie concave de l'ébauche de la spire du tortillon viscéral parmi les replis de l'épithélium endodermique. Histologiquement, rien ne distingue les cellules constituant la gonade de cellules purement somatiques. En outre, aucun trait morphologique ne permet de différencier les cellules de l'ébauche gonadique de celles du futur canal hermaphrodite (Planche I, fig. 1).

La cellule-souche de la gamétogenèse apparaît comme une sorte d'amoebocyte intragonadique aux contours protéiformes qui s'appuient sur une lame basale extrêmement ténue (200-300 Å d'épaisseur) entourant le manchon gonadique. Le noyau (4 µ de diamètre) montre un contour sinueux et présente un nucléole. La chromatine dense est répartie à la périphérie nucléaire ainsi qu'en mottes éparses et plus ou moins coalescentes. La chromatine activée est relativement peu abondante. Le cytoplasme est chargé de ribosomes libres. L'ergastoplasme est peu développé et les corps de Golgi très rares (Planche I, fig. 2). Les mitochondries sont peu nombreuses, de faible taille (0,3 µ) et présentent une matrice extrêmement opaque aux électrons (Planche I, fig. 4). En revanche, inclusions denses (1 µ de diamètre) et granules de glycogène sont abondants. Souvent des microfilaments parcourent le cytoplasme (Planche I, fig. 3). Sans doute s'agit-il de structures en relation avec le mouvement cellulaire dû à l'organogenèse de la gonade et la mise en place des cellules-souches initiales. Le centrosome n'a pas été observé dans ces cellules. Pourtant son existence doit être probable puisque les cellules-souches sont capables de se diviser.

Il n'est pas possible à l'échelle ultrastructurale de déceler une discrimination morphologique entre cellules-souches. Toutes ces cellules offrent un aspect identique et sont comparables à ce point de vue aux amoebocytes périgonadiques.

2. La protogonie.

Huit à dix jours après l'éclosion, on peut noter une évolution centripète des cellules-souches. Le fond du caecum gonadique est le siège de mitoses qui repoussent vers l'entrée du canal hermaphrodite les cellules les plus anciennes disposées en épithélium. Cette évolution se traduit par l'"activation" de chaque cellule et l'acquisition de caractères qu'on peut qualifier de "germinaux" : dilatation du noyau en sphère dont le diamètre moyen passe à 5 µ ; dispersion de la chromatine dense ; abondance de la chromatine activée ; accroissement



du nucléole (Planche I, fig. 5). En outre, le volume cellulaire général s'est considérablement accru et bien que les ribosomes soient abondants, le fond cytoplasmique paraît moins dense aux électrons. Si l'on excepte la formation de nouveaux dictyosomes (Planche I, fig. 5 et 7) à partir d'amas de saccules très étroits et un léger développement du réticulum endoplasmique, les organites cytoplasmiques conservent le même aspect que dans la cellule-souche. La richesse en inclusions de même type y est aussi importante. Les mitochondries, plus longues (0,8 µ), restent groupées en amas, plus ou moins soudées par un ciment amorphe opaque aux électrons (Planche I, fig. 6).

Le centrosome de la protogonie est formé de deux centrioles de structure classique : neuf groupes de trois tubules associés en un cylindre creux (Planche I, fig. 7). Ces deux structures se logent dans une légère dépression de l'enveloppe nucléaire.

Ainsi, cette activation permet aux cellules gonadiques de se différencier des cellules purement somatiques. On peut désormais considérer les protogonies comme de véritables cellules germinales. Nul critère ultrastructural ne les distingue les unes des autres. Morphologiquement, les protogonies sont sexuellement indifférenciées.

3. La spermatogonie.

Dans le mois qui suit l'éclosion, certaines protogonies engendrent des cellules orientées dans le sens mâle. La sexualisation de la protogonie débute par une mitose dont le fuseau s'oriente perpendiculairement à la paroi du tubule (Fig. C et Planche II, fig. 2). La caryocinèse maintient l'un des noyaux-fils au contact de la basale alors que l'autre cellule quitte la couche pariétale et occupe une position apicale. La cytodiérèse est imparfaite et il se produit une ségrégation des parties cytoplasmiques. La portion la plus riche en glycogène reste appliquée contre la paroi et constitue la cellule basale ou cellule nourricière. La portion la plus riche en ribosomes accompagne le noyau apical dans sa migration au sein de la lumière gonadique en même temps que la majeure partie des autres organites cellulaires : dictyosomes, ergastoplasme, mitochondries. Cette cellule qui quitte la paroi est une spermatogonie primordiale.

La spermatogonie primordiale se présente sous la forme d'une cellule en massue dont le noyau occupe la tête et dont le pédoncule reste fiché dans la cellule basale (Planche II, fig. 1). Dès son rejet dans la lumière, la spermatogonie primordiale subit une phase de multiplication. Ces mitoses successives ont pour effet de produire un bouquet de spermatogonies évoluant de façon synchrone et restant plantées par leur pédoncule dans l'espèce de cytophore que constitue la cellule pariétale (Fig. C).

a. La spermatogonie primordiale.

Le noyau montre une forme tourmentée avec des anfractuosités très profondes de l'enveloppe nucléaire et un aspect qui rappelle celui du noyau de la cellule-souche (Planche II, fig. 1). Les chromosomes restent longtemps visibles. Le nucléole est important.

Dans le cytoplasme entourant le noyau se rassemble la majeure partie des organites cellulaires : mitochondries à la matrice dense, groupées en amas et solidarisées par un ciment amorphe (Planche II, fig. 3), ergastoplasme peu abondant, ribosomes nombreux. Les dictyosomes néoformés se groupent au pôle apical du noyau (Planche II, fig. 4). Dans la même région, se rencontrent les centrioles formant un diplosome (Planche II, fig. 5).

Le pédoncule est un cône occupé par un faisceau de microtubules (Planche II, fig. 1). L'apparition de ces structures au sein du cytoplasme gonial au moment où l'étirement cellulaire est important semble leur assigner une fonction squelettique.

b. Les spermatogonies primaire et secondaire.

Trois ou quatre cycles de division se succèdent et la multiplication spermatogoniale tend à combler la lumière gonadique. A chaque mitose président deux paires de centrioles (Planche II, fig. 6 et 9). Depuis les travaux de J. André (1962), l'évolution ultrastructurale du chondriome au cours de la spermatogenèse est bien connue chez les Mollusques. La figure 7 de la planche II donne une image de mitochondries goniales orthodoxes. L'appareil de Golgi est fonctionnel (Planche II, fig. 8).

c. Le spermatocyte.

La dernière génération de spermatogonies entre en auxocytose et évolue en spermatocytes.

Le spermatocyte est une cellule extrêmement active et tous les organites cellulaires montrent un haut degré de fonctionnement. Le chondriome est abondant (Planche III, fig. 2), les dictyosomes ont tendance à se grouper à l'apex de la cellule (Planche III, fig. 1 et 3).

Dans le noyau, les nucléoles sont toujours accolés à l'enveloppe nucléaire (Planche III, fig. 1). La méiose s'annonce par la formation de complexes synaptonémaux qui entrent en contact avec l'enveloppe nucléaire à un niveau qui correspond à l'emplacement du diplosome dans le cytoplasme. Cette disposition permet de trouver assez facilement le centrosome (Planche III, fig. 3), toujours composé de deux centrioles.

En conclusion, à partir de protogonies morphologiquement indifférenciées et pourvues d'un diplosome, la lignée mâle se différencie et se caractérise par un haut pouvoir de multiplication. A chaque mitose préside un appareil centriolaire formé de deux centrioles.

4. L'ovocyte.

La microscopie électronique ne permet pas de distinguer la protogonie vouée à un destin mâle de la protogonie vouée à un destin femelle. S'il existe des différences entre "protogonie mâle" et "protogonie femelle", elles se situent à une échelle beaucoup plus discrète.

La protogonie évoluant en ovocyte montre un accroissement cellulaire important et un aplatissement sur la basale (Planche III, fig. 4).

Le noyau occupe le centre de la cellule et en acquiert la forme générale. L'enveloppe nucléaire qui, à l'origine, présente quelques sinuosités est toujours bien visible. La chromatine dense est rare et se résout en granulations éparses dans le suc nucléaire clair. Les nucléoles, au nombre de trois ou quatre sont entourés par des amas chromatiniens plus compacts.

On ne peut déceler dans le cytoplasme aucune structure qui puisse conférer à la cellule une quelconque polarité. Le chondriome est régulièrement dispersé en amas de mitochondries d'abord coalescentes puis qui se séparent au fur et à mesure de l'évolution ovocytaire (Planche III, fig. 5). Les mitochondries ont une forme ovoïde, la matrice est dense et les crêtes étroites. Au cours de l'auxocytose, la matrice s'éclaircira et la forme générale de la mitochondrie s'allongera. L'ergastoplasme et les dictyosomes sont rares dans la protogonie évoluant en ovocyte (Planche III, fig. 7). Mais ils deviendront abondants après la préméiose (Planche III, fig. 6). De longues citernes lamellaires concentriques se disposeront parallèlement au bord cellulaire et à l'enveloppe nucléaire (A. Guyard, 1971).

Avant même l'apparition des phénomènes préméiotiques qui marquent de façon irréfutable l'orientation de la protogonie dans le sens femelle, un follicule très sommaire se constitue, formé par les prolongements pseudopodiaux des cellules-souches voisines jouant ainsi le rôle de cellules folliculeuses entourant progressivement l'ovocyte (Planche III, fig. 4 et fig. D).

Il n'est pas rare que les phénomènes préméiotiques qui se déroulent dans les ovocytes pariétaux coïncident avec le déclenchement de la méiose dans les spermatocytes situés dans la lumière de la gonade.

L'ovocyte préméiotique montre des figures nucléaires qui rappellent dans leur forme et dans leur structure les chromosomes méiotiques des spermatocytes aux stades leptotène, zygotène et pachytène.

La recherche du centrosome est délicate au sein de l'ovocyte compte tenu de la taille de cette cellule. Elle nécessite un soin rigoureux dans la technique (voir plus loin, discussion) qui réclame la confection de séries de coupes ultrafines après repérage à l'aide de coupes semi-fines signalant l'approche de la zone périnucléaire.

L'observation des structures centriolaires de la cellule femelle n'a porté que sur trois cas : deux ovocytes normaux provenant de l'ovotestis d'individus juvéniles âgés d'un mois et un ovocyte obtenu en culture organotypique d'une ébauche gonadique isolée sur milieu anhormonal (A. Guyard, 1969).

Chaque examen n'a permis de déceler qu'un centriole unique. Ce résultat permet d'envisager l'hypothèse de l'existence d'un seul centriole dans les cellules-femelles alors que les gonocytes mâles comporteraient toujours deux centrioles. Ce caractère serait un signe important de différenciation sexuelle entre les deux catégories de gonocytes et expliquerait l'incapacité mitotique précoce de l'ovocyte.

III. Discussion et conclusion

1. Origine et unicité de la lignée germinale.

Nos observations au microscope électronique complétées par la mise en culture organotypique d'ébauches gonadiques indifférenciées (A. Guyard, 1969, 1971) prouvent que la cellule-souche est une cellule somatique qui trouve au sein du territoire gonadique une compétence physiologique qui la rend apte à être activée en cellule germinale ou protogonie. Le fait que toute cellule de l'ébauche gonadique est capable d'engendrer spermatogonie ou ovocyte montre l'indifférenciation sexuelle de la cellule-souche puis de la protogonie.

2. Sexualisation de la protogonie.

Chez *Helix aspersa*, dans la gonade *in situ*, la sexualisation des protogonies s'effectue d'abord dans le sens mâle. Elle est effective lorsqu'à la suite d'une mitose, la spermatogonie primordiale quitte l'épithélium germinatif.

Dans l'ébauche gonadique isolée en culture, la sexualisation des protogonies s'effectue dans le sens femelle. Elle est irréfutable lorsqu'à la suite des phénomènes préméiotiques qui se déroulent en position pariétale au sein de l'épithélium germinatif, la cellule entre en auxocytose sans subir de multiplication ovogoniale. Il y a autodifférenciation ovocytaire.

3. Mécanismes de la sexualisation.

Dans ces conditions, la sexualisation dans le sens femelle est facile à expliquer. Le sexe fondamental de la protogonie est le sexe femelle. En l'absence de toute influence hormonale, il se révèle par autodifférenciation. En revanche, pour se manifester, le sexe mâle nécessite une induction hormonale dont le *primum movens* se situe au niveau du ganglion cérébroïde (A. Guyard et L. Gomot, 1964 ; A. Guyard, 1971).

La différenciation des protogonies dans le sens femelle coïncide, dans un acinus donné, avec l'arrêt de la multiplication spermatogoniale. Il semble donc que le facteur masculinisant ait des propriétés mitogènes, l'ovocyte une fois engagé dans le processus de féminisation ne se divisant plus. En conséquence, c'est au niveau de l'appareil cinétique qu'il faut rechercher une explication à la carence mitotique de l'ovocyte.

La difficulté de l'examen du centrosome explique le peu de travaux relatifs à ce sujet. C.A. Verhey et F.H. Moyer (1967), E. Anderson (1968), F.J. Longo et E. Anderson (1968) n'ont réussi à observer aucun centriole dans les ovocytes non fécondés d'Oursin alors qu'immédiatement après la première division de maturation, F.J. Longo et E. Anderson (1969) ont mis en évidence un appareil centriolaire double dans l'oeuf de *Mytilus edulis*. D'après M.I. Sachs et E. Anderson (1970) et K.J. Kato et M. Sugiyama (1971), les centrioles observés dans les oeufs parthénogénétiques apparaîtraient *de novo*.Dans l'oeuf fécondé en division, il est désormais bien établi que le diplosome se dupliquant

à chaque cycle de clivage provient du diplosome spermatique hérité lors de la fécondation (A. Monroy, 1965). En conséquence, d'après ces auteurs, ou bien le centrosome n'existe pas dans l'ovocyte, ou bien il existe mais à l'état inactivé. Seul Chr.P. Raven (1961) rapporte dans *Oogenesis* quelques cas où un centriole unique aurait été observé dans des oeufs non fécondés.

En ce qui concerne *Helix aspersa*, dix-huit structures centriolaires ont été décelées dans des gonocytes mâles. Chaque examen a révélé la présence d'un diplosome.

En revanche, l'observation du centrosome de l'ovocyte n'a pu être réalisée que dans trois cas et n'a révélé chaque fois qu'un seul centriole. Dans ces conditions, on ne peut exclure que le deuxième centriole ait échappé à l'observation ultrastructurale par suite d'incidents inhérents à la technique utilisée :

- interruption malheureuse dans les séries de coupes malgré le soin apporté à leur confection ;
- cache provoqué par les barreaux de la grille porte-objet ;
- distance entre les centrioles de l'ovocyte supérieure à l'épaisseur de la série de coupes ultrafines ;
- orientation des coupes telle que le deuxième centriole perpendiculaire au premier échappe totalement au plan de coupe. Cette objection est d'ailleurs peu probable étant donné les dimensions du centriole décelé (2000 à 2500 Å de diamètre sur une longueur d'au moins 3000 Å) qui se retrouve sur plusieurs coupes d'un même treillis ou de treillis consécutifs.

Compte tenu de ces réserves, le fait qu'un seul centriole ait été observé dans l'ovocyte au lieu de deux comme dans toute cellule animale susceptible d'avoir une activité mitotique normale peut constituer une explication au démarrage de l'ovogenèse dans la glande hermaphrodite. Tout se passe comme si un facteur mitogène faisait défaut à la cellule femelle ou comme si les structures ovocytaires n'étaient plus réceptives à une action mitogène du fait d'une carence de l'appareil centriolaire. Il y aurait inhibition de la duplication du centriole au moment de l'orientation dans le sens femelle avec interruption des phénomènes de méiose pour déboucher sur la disparition des figures préméiotiques et le stade dictyé. Une stimulation ultérieure, ponte ovulaire ou fécondation, permettrait à la cellule femelle de recouvrer un appareil cinétique actif, d'achever les phénomènes méiotiques et d'engager la segmentation de l'oeuf.

Références bibliographiques

ANCEL P., 1903 - Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia* L. Thèse Doct. Sc. Nat., Université de Nancy, n° *16*, 263 p.

ANDERSON E., 1968 - Oocyte differenciation in the sea urchin, *Arbacia punctulata*, with particular reference to the origin of cortical granules and their participation in the cortical reaction, *J. Cell Biol.*, *37*, p. 514-539.

ANDRE J., 1962 - Contribution à la connaissance du chondriome. Etude de ses modifications ultrastructurales pendant la spermatogenèse, *J. Ultrastr. Res.*, *6* (suppl. 3), p. 1-185.

GUYARD A., 1969 - Autodifférenciation femelle de l'ébauche gonadique de l'Escargot *Helix aspersa* Müll. cultivée sur milieu anhormonal, *C.R. Acad. Sc. Paris*, Série D, *268*, p. 966-969.

GUYARD A., 1971 - Etude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. Thèse Doct. ès Sc., Université Besançon, n° *56*, n° C.N.R.S. AO 5939, 187 p., 43 pl. h.t.

GUYARD A. et GOMOT L., 1964 - Survie et différenciation de la gonade juvénile d'*Helix aspersa* en culture organotypique, *Bull. Soc. zool. Fr.*, *89*, p. 48-56.

KATO K.H. et SUGIYAMA M., 1971 - On the *de novo* formation of the centriole in the activated sea urchin egg, *Develop. Growth Differenc.*, *13* (4), p. 359-366.

LONGO F.J. et ANDERSON E., 1968 - The fine structure of pronuclear development and fusion in the sea urchin, *Arbacia punctulata*. *J. exp. Zool.*, *39*, p. 339-368.

LONGO F.J. et ANDERSON E., 1969 - Cytological aspects of fertilization in the lamellibranch, *Mytilus edulis*. 1. Polar body formation and development of the female pronucleus, *J. exp. Zool.*, *172*, p. 69-96.

MONROY A., 1965 - Chemistry and physiology of fertilization, *Holt, Rinehart and Winston Edit.*, New-York.

RAVEN Chr.P., 1961 - Oogenesis, the storage of developmental information, *Pergamon Press Edit.* Oxford, London, Paris, 274 p.

REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at light pH as an opaque stain in electron microscopy, *J. Cell. Biol.*, *17*,p.208-212.

ROUZAUD H., 1885 - Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites, *Trav. Lab. Zool. Fac. Sc. Montpellier, 1*, p. 1-133.

SACHS M.I. et ANDERSON E., 1970 - A cytological study of artificial parthenogenesis in the sea urchin *Arbacia punctulata, J. Cell Biol., 47*, p. 140-158.

VERHEY C.A. et MOYER F.H., 1967 - Fine structural changes during sea urchin oogenesis , *J. exp. Zool.,164*, p. 195-226.

Explication de la planche I

Cellules-souches et protogonies

Fig. 1 - Ebauche gonadique peu après l'éclosion. Les cellules-souches (cs) sont groupées en une masse claviforme limitée par une lame basale (lb) (X 9000).

Fig. 2 - Détail d'une cellule-souche montrant l'ergastoplasme (er) abondamment pourvu de ribosomes et une portion du noyau (N) (X 42 000).

Fig. 3 - Détail d'une cellule-souche montrant l'importance du noyau (N) par rapport au volume cellulaire et un prolongement amoeboïde garni de microfilaments (mf) (X 42 000).

Fig. 4 - Détail d'une cellule-souche au contact de la lame basale (lb) en élaboration, montrant une partie du noyau (N) et des mitochondries (mi) de petite taille à la matrice extrêmement opaque aux électrons (X 42 000).

Fig. 5 - Protogonie, une dizaine de jours après l'éclosion. Le noyau (N) a pris une forme sphérique. Le volume cytoplasmique s'est accru. On note la présence de dictyosomes (g) parmi un cytoplasme très riche en ribosomes. Les protogonies s'organisent en un épithélium germinatif qui s'appuie sur la lame basale (lb) (X 16 000).

Fig. 6 - Détail d'une protogonie montrant l'ergastoplasme (er) et un amas de mitochondries (mi) à la matrice dense mais dont les dimensions se sont accrues (X 42 000).

Fig. 7 - Détail d'une protogonie dans la région du centre cellulaire. On rencontre les deux centrioles (ce) dans une dépression du noyau (N). L'appareil de Golgi développe de jeunes dictyosomes (g) (X 43 000).

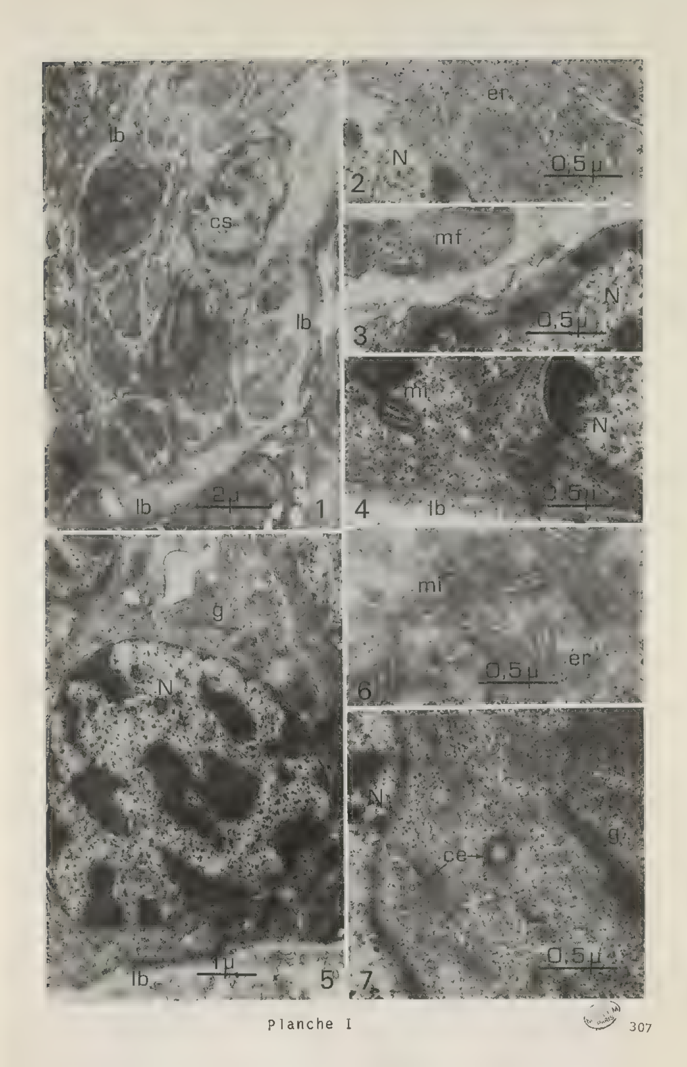

lb
cs
lb
lb
2 µ
1
er
N
0,5 µ
2
mf
N
0,5 µ
3
mi
N
lb
4
g
N
lb
1µ
5
mi
er
0,5 µ
6
N
ce
g
0,5 µ
7

Planche I

Explication de la planche II

Spermatogonies

Fig. 1 - Spermatogonies promordiales. L'évolution dans le sens mâle est marquée par une mitose protogoniale qui rejette dans la lumière gonadique la spermatogonie primordiale affectant une forme de massue dont le pédoncule marqué par la présence de microtubules (mt) est fiché dans la cellule basale. A la suite de cette mitose, on distingue encore les chromosomes (chr) alors que le nucléole (nu) se reconstitue (X 15 000).

Fig. 2 - Prophase protogoniale. La protogonie au contact de la lame basale (lb) montre des chromosomes (chr) bien visibles. L'une des deux cellules-filles sera la spermatogonie primordiale (X 6000).

Fig. 3 - Détail d'une spermatogonie primordiale montrant un amas de mitochondries à la matrice opaque et plus ou moins réunies par un ciment amorphe dense (X 50 000).

Fig. 4 - Détail d'une spermatogonie primordiale montrant des dictyosomes jeunes aux saccules très réduits et aplatis (X 25 000).

Fig. 5 - Le centrosome de la spermatogonie primordiale est constitué d'une paire de centrioles (X 50 000).

Fig. 6 - Métaphase spermatogoniale engendrant des spermatogonies de deuxième génération. Les chromosomes (chr) sont répartis en plaque équatoriale. Au pôle cellulaire, on aperçoit l'un des centrioles (ce). L'autre est visible sur les coupes voisines (13 000).

Fig. 7 - Mitochondries spermatogoniales. La taille des mitochondries s'est considérablement accrue. Les crêtes sont nombreuses et régulières. La matrice a perdu son aspect opaque. La membrane externe présente fréquemment des boursouflures (flèche) (X 30 000).

Fig. 8 - Détail d'un dictyosome spermatogonial. Les saccules sont bien distincts. La face de formation est en rapport avec le réticulum lisse (X 60 000).

Fig. 9 - Détail de l'un des deux centrioles d'une spermatogonie (X 60 000).

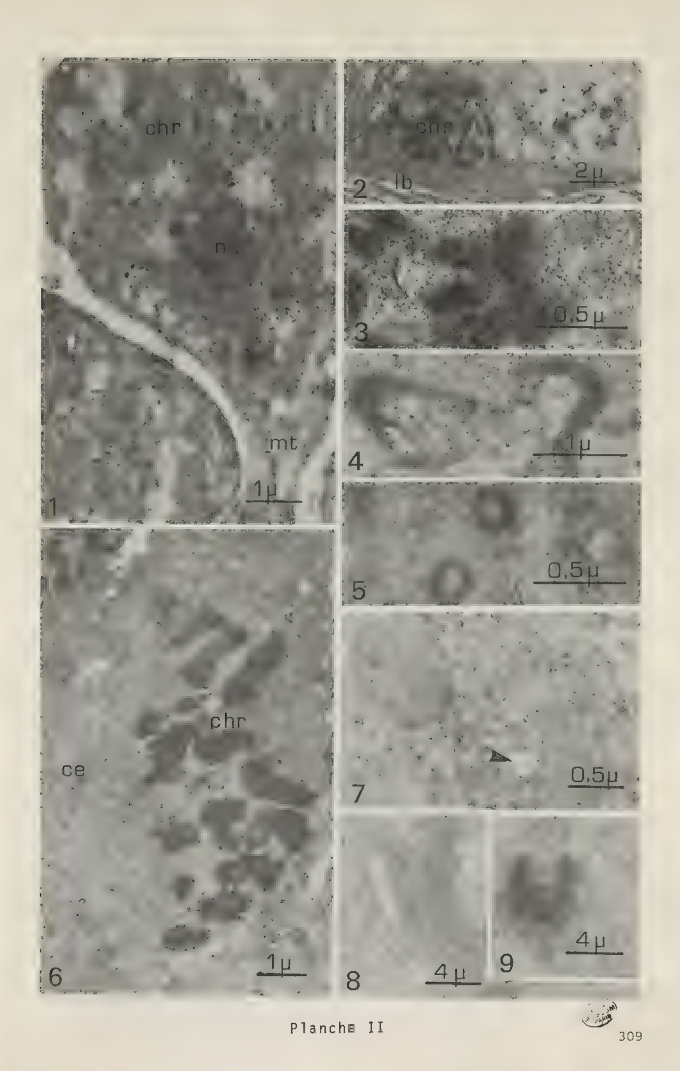


Planche II

Explication de la planche III

Spermatocytes et ovocytes

Figures 1 à 3 : Spermatocytes de premier ordre.

Fig. 1 - Spermatocyte de premier ordre en prophase de méiose. Le noyau (N) montre deux nucléoles (nu) accolés à l'enveloppe nucléaire. Des figures chromosomiques (chr) sont visible dans la caryolymphe et représentent des complexes synaptonémaux caractéristiques des stades zygotène-pachytène. Ces figures chromosomiques viennent s'attacher sur l'enveloppe nucléaire (en chr) après avoir décrit des boucles dans le nucléoplasme (X 10 000).

Fig. 2 - Spermatocyte de premier ordre jeune. Les mitochondries sont abondantes à proximité du noyau (N). Les crêtes montrent un début de dilatation (X 21 000).

Fig. 3 - Spermatocyte de premier ordre. Dans la zone jaxtanucléaire à proximité de l'endroit où viennent s'attacher les complexes synaptonémaux sur l'enveloppe nucléaire se trouvent les deux centrioles (ce) entourés de dictyosomes (g). Des microtubules (mt) annoncent la formation du futur fuseau achromatique lors de la première division de maturation (X 55 000).

Figures 4 à 8 : ovocytes de premier ordre.

Fig. 4 - Protogonie évoluant en ovocyte? La cellule est aplatie contre la lame basale le long de laquelle s'insinue un prolongement pseudopodial (cf) d'une cellule folliculeuse (X 13 500).

Fig. 5 - Amas mitochondrial à proximité du noyau (N) dans un jeune ovocyte. Au cours de l'auxocytose, la matrice s'éclaircira et les mitochondries auront tendance à se disperser dans l'ovoplasme (X 21 000).

Fig. 6 - Deux dictyosomes dans un ovocyte en petit accroissement (X 55 000).

Fig. 7 - Jeune dictyosome dans un ovocyte jeune. Les saccules ne sont pas fonctionnels (X 55 000).

Fig. 8 - Coupe transversale dans un centriole d'ovocyte jeune. On voit distinctement les neuf triplets disposés en cercle. Un seul centriole n'a pu être observé dans chaque ovocyte (X 100 000).

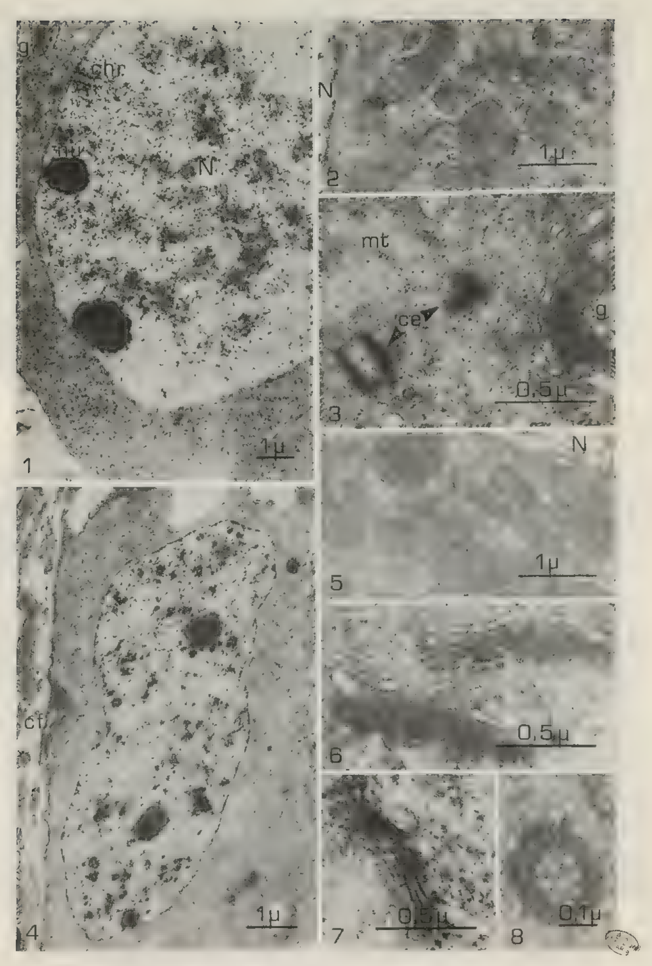


Planche III

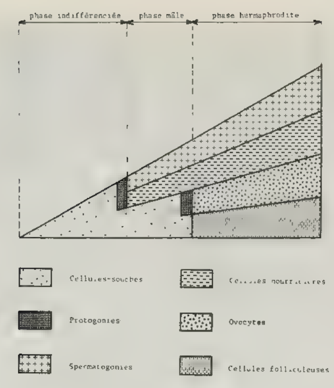


Fig. A - Evolution d'un secteur donné de l'épithélium germinatif dans la gonade d'*Helix aspersa*.

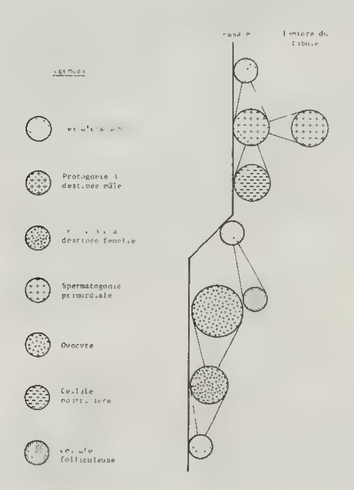


Fig. B - Mise en place et filiation des quatre catégories cellulaires dans la glande hermaphrodite d'*Helix aspersa*.

Fig. C - Début de la spermatogénèse.
lb : lame basale ; Cs : cellules-souches ; P : protogonie ; Sgp : spermatogonie primordiale ; Sg_1 et Sg_2 : spermatogonies ; Sc_1 : spermatocytes I ; Cn : cellules nourricières.

Fig. D - Début de l'ovogénèse.
lb : lame basale ; Cs : cellules-souches ; P : protogonie ; Ov : ovocytes ; Cf : cellules folliculeuses ; Sg, Sc : cellules-mâles ; Cn : cellule nourricière.

Haliotis, Vol. 6, 1976 (1977), p. 315-319

REPARTITION EN FRANCE DE L'ESPECE *COCHLICELLA ACUTA* (MÜLLER, 1774) (GASTEROPODE PULMONE TERRESTRE)

par Anne-Marie Testud *

RESUME

La position systématique, la synonymie, le polychromatisme, l'écologie, le cycle biologique, le parasitisme et la distribution géographique de *Cochlicella acuta* sont étudiés.

GEOGRAPHICAL DISPERSION IN FRANCE OF THE SPECIES *Cochlicella acuta* (MÜLLER, 1774) (TERRESTRIAL PULMONATE GASTROPOD)

SUMMARY

Taxonomic data, synonymy, polychromy, ecology, biology, parasitism and geographical dispersion of *Cochlicella acuta* are studied.

I. Position systématique de l'espèce :

Classe : Gastropoda - Sous-classe : Euthyneura - Infra-classe : Pulmonata -
Ordre : Stylommatophora - Sous-ordre : Sigmurethra - Super-famille : Helicacea -
Famille : Helicidae - Sous-famille : Helicellinae - Genre : *Cochlicella* Risso, 1826.

II. Iconographie et synonymie

?*Helix barbara*, Linné, 1758 : p. 773 - *Helix acuta*, Müller, 1774 : p. 100 - *Helix acuta*, Moquin-Tandon, 1855, II et Atlas : p. 220-282, pl. XX, fig. 27-32 (machoire, génitalia et coquille) - *Cochlicella acuta* Müller, Locard, 1894 : p. 238-239, fig. 321 (coquille) - *Cochlicella acuta* Müller, Toms, 1922 : p. 1-7, fig. 1-29 (polychromatisme de la coquille) - *Cochlicella acuta* Müller, Germain, 1930 : p. 317-319, fig. 236, pl. VII, fig. 200-203 (génitalia et coquille) -

---

* Muséum National d'Histoire naturelle. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55 rue de Buffon, 75005 Paris.

Helix barbara est un *nomen dubium*. Certains auteurs y ont vu *Cochlicella acuta*, d'autres *Cochlicella ventricosa* (Forcart, 1965).Le nom *barbara* devrait donc être abandonné, car il prête à confusion.

La radula et la mâchoire sont illustrées par les figures suivantes :

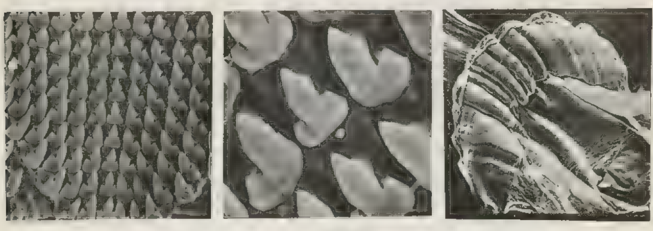


Fig. 1 Fig. 2 Fig. 3

Fig. 1 - Radula de *Cochlicella acuta*. Vue d'ensemble. (X 600).

Fig. 2 - Radula de *Cochlicella acuta*. Détail de la dent ~~centrale~~ médiane et de la première ~~médiane~~ latérale. (X 2500).

Fig. 3 - Mâchoire de *Cochlicella acuta*. (X 250).

(Microscope électronique à balayage du Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés. 105, bd. Raspail, 75006 Paris).

III. Polychromatisme

Cochlicella acuta est une espèce qui présente un polychromatisme très net. Toms, en 1922, a distingué de nombreuses variétés de coloration : 32 variétés différentes classées selon la fréquence et la disposition des bandes ou des taches colorées. En effet, certains exemplaires peuvent être entièrement blancs, d'autres entièrement brun foncé et il existe tous les intermédiaires entre les deux teintes, ces intermédiaires présentant un nombre de bandes spirales brunes parfois interrompues ; il y a également une ornementation verticale. Le mélanisme peut être dû aux facteurs environnants : atmosphère humide, température et lumière. L'humidité favorise la formation d'individus plus sombres : par exemple une zone où le mélanisme atteint son maximum est le Nord-Ouest de l'Angleterre qui est une zone où il pleut beaucoup (Aubertin, Ellis et Robson, 1930), tandis que le mélanisme est rare en Afrique du Nord où la pluviosité est très basse. Cependant il y a quelquefois des exceptions.

IV. Ecologie

Cette espèce xérothermique se rencontre essentiellement dans des biotopes de zones maritimes, secs et souvent calcaires : dunes littorales, pelouses et parcelles herbacées, jardins.

On la rencontre fréquemment associée à *Helicella maritima* et à *Euparypha pisana*, qui sont aussi des espèces xerothermiques.

Cochlicella acuta vit fixée sur les herbes sèches et odorantes et forme des grappes.

V. Cycle biologique

Cochlicella acuta est une espèce bisannuelle, dont la période d'activité reproductrice se situe à l'Automne (Bonavita, 1965). Les oeufs sont déposés sous les feuilles ou dans le sol, leur diamètre est de 2 mm; ils sont blanc nacré et sphériques. La phase infantile est caractérisée par une coquille carénée.

VI. Parasitisme

Cochlicella acuta est connu pour être l'un des hôtes intermédiaires du Trématode parasite *Dicrocoelium lanceolatum* (= *dendriticum*), agent d'une dicrocoeliose des voies biliaires qui se rencontre fréquemment chez les Ovins et les Bovins. L'Homme n'est infesté que très rarement.

VII. Distribution géographique

Cochlicella acuta est une espèce d'origine méditerranéenne (Sud de la France, Italie, Espagne, Afrique du Nord, Grèce, Turquie) qui a envahi les bordures maritimes océaniques de l'Europe occidentale.

Adam (1947) signale sa présence en Belgique. De Leersnyder et Hoestland (1957) la citent du Sud-Est de l'Angleterre. Cotton (1937) indique qu'elle a été introduite en Australie du Sud.

La carte de répartition en France a été établie d'après les provenances des lots contenus dans les collections du Muséum et celles données par la littérature.

Cochlicella acuta est très abondante le long des côtes de la Méditerranée. On la trouve également le long des côtes de l'Atlantique, de la Manche et de la Mer du Nord. Les provenances situées à l'intérieur du pays correspondent à des introductions.

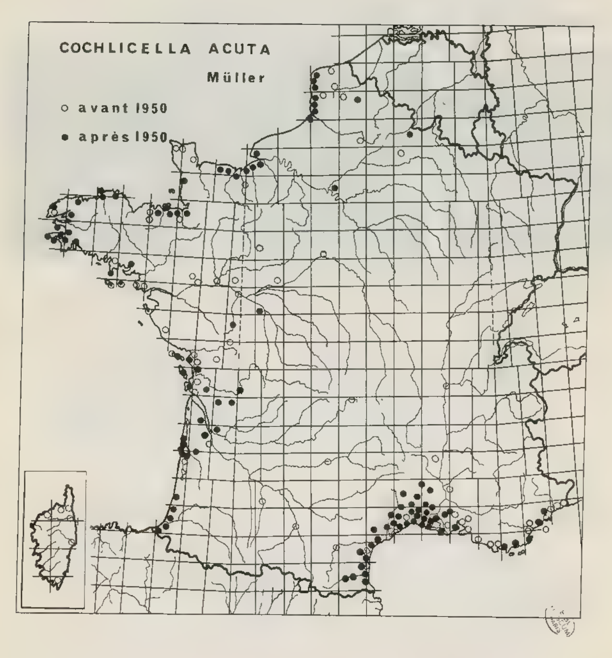


Fig. 4 - Répartition en France de *Cochlicella acuta* (Müller)

Références bibliographiques

ADAM W., 1947 - Révision des Mollusques de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, Bruxelles, *106*, 298 p., 6 pl.

AUBERTIN D., ELLIS A.E. et ROBSON G.C., 1930 - The Natural History and Variation of the Pointed Snail *Cochlicella acuta* (Müller), *Proceed. Zool. Soc.*, London, *67*, p. 1027-1055, 1 pl.

BONAVITA A., 1965 - Révision et répartition des espèces provençales d'Helicellinés, *Ann. Fac. Sc.*, Marseille, *38*, p. 85-107, 16 fig.

COTTON B.C., 1937 - Records of snails and slugs introduced to South Australia, *South Australian Naturalist*, *16*, p. 58-60.

FORCART L., 1965 - Rezente Land und Süsswassermollusken der süditalienischen Landschaften Apulien, Basilicata und Calabrien, *Verhandl. Naturf. Ges.*, Basel, *78*, (1), p. 59-184, 4 cartes, 5 fig.

GERMAIN L., 1930 - Faune de France, *21*, Mollusques terrestres et fluviatiles, *Lechevalier édit.*, Paris, 897 p., 26 pl.

LEERSNYDER M. de et HOESTLAND H., 1958 - Extension du Gastéropode méditerranéen *Cochlicella acuta* (Müller) dans le Sud-Est de l'Angleterre, *J. de Conch.*, Paris, *24*, p. 253-264.

LOCARD A., 1882 - Catalogue général des Mollusques vivants de France. Mollusques terrestres, des eaux douces et des eaux saumâtres, *Baillière édit.*, Paris, 462 p.

MOQUIN-TANDON A., 1855 - Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, *Baillière édit.*, Paris, II, 646 p. et Atlas, 54 pl.

TOMS H.S., 1922 - The Pointed Snail *Cochlicella acuta* Müller, in Sussex, *Ann. Rept. Brighton and Hove Nat. Hist. Soc.*, p. 9-12, 1 pl., 29 fig.



DIRECTIVES GENERALES POUR LA REDACTION DES MANUSCRITS EDITES DANS LA REVUE "HALIOTIS"

I. PREPARATION DES TEXTES

Haliotis a un format 21 x 29,7. La composition est faite en une colonne par double frappe d'une machine ayant la possibilité de justification (IBM Direction par ex.). Justification du texte : 150 x 230 mm.
Haliotis comprend : des figures au trait, des photographies en simili gravure placées dans le texte, des planches photographiques hors texte en simili gravure ou autres procédés au format 160 x 250 mm.

1. Dactylographie du manuscrit

Il est recommandé aux auteurs d'Haliotis :
. de bien vouloir dactylographier de façon uniforme
. d'espacer les lignes d'au moins deux interlignes
. de n'écrire aucun titre en majuscule
. de ne souligner que les portions de ligne ou les noms devant venir en italique (éventuellement le souligné remplace l'italique dans Haliotis)
. de numéroter les paragraphes avec une graphie simple (un point, un espace), exemples : I., 1., a., - éviter les graphies telles que 1.-, 1), 1°, 1 : .

2. Correction des épreuves

Les auteurs d'Haliotis recevront une seule épreuve pour correction. Il s'agit d'une épreuve sur "cadres" dans laquelle ils signaleront les erreurs. Les corrections d'auteurs qui modifient la copie seront facturées aux auteurs.

II. REDACTION DES TEXTES

1. Auteurs, noms d'espèces.

Le nom de l'auteur de l'article sera accompagné du prénom en toutes lettres. Une note infrapaginale précisera son attache professionnelle et son adresse.
Ex. Jean Claude Fischer*
*Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Dans le texte, les auteurs sont signalés par leur nom, et éventuellement l'initiale de leur prénom, écrit en script (et non en capitales), que ce soit une citation ou l'appel à une référence bibliographique. Les noms des auteurs des espèces sont écrits également en script. La transcription des catégories taxonomiques devra suivre les Règles internationales de nomenclature zoologique.

2. Titres et résumés

Tout article comportera à son début son titre traduit en anglais, suivi d'un résumé(summary) en anglais. Tout article dépassant 2 pages d'Haliotis comportera en outre un résumé dans la langue originelle et placé avant le résumé en anglais.

3. Sommaires et tables

Les rapports et les articles dépassant 10 pages d'Haliotis, comporteront un sommaire (ou table des matières), placé à leur fin. La table des illustrations ne devient nécessaire que si les illustrations sont suffisamment nombreuses.

4 Références bibliographiques

Il est préférable de nommer "travaux cités" ou "références bibliographiques" la liste des ouvrages et articles cités dans le texte.
Les publications seront classées par ordre alphabétique. Chaque référence bibliographique sera faite selon les exemples suivants :
MENOT J.C. et RAT P., 1967.- sur la structure du complexe récifal jurassique de la vallée de l'Yonne, C.R.Acad.Sci., Paris, sér. D, 264 (23), p.2620-2623, 1 fig.
TERMIER H. et TERMIER G., 1952 - Histoire géologique de la biosphère, Masson édit., Paris, 721 p., 36 cartes, 8 lith., 117 fig.

III. FIGURES DANS LE TEXTE

Les dessins et cartes doivent être faits sur bristol blanc ou sur calque à l'encre de chine. Ils doivent être prévus pour une réduction finale de 1/2 au maximum (important : la hauteur des lettres et des chiffres ne devra pas être inférieure à 1,5mm après réduction. Les photographies seront les plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. Les lettres, chiffres et légendes inclus dans ces dessins et photographies seront réalisés avec un procédé autocollant (type "letraset") ou, à la rigueur, à l'aide d'une machine à écrire à frappe absolument nette.

IV. PUBLICATION

Les textes non conforles à ces prescriptions seront retournés aux auteurs.
L'acceptation définitive des manuscrits est faite par le Comité de rédaction
Il pourra être demandé aux auteurs une contribution financière pour les planches photographiques importantes dont la reproduction est fort coûteuse ou pour les dépassements de pages (la longueur maximale des textes, communications et rapports se trouvant fixée à chaque congrès et colloque).

V. TIRES-A-PART

Haliotis n'assure pas un nombre de tirés-à-part gratuits. Le prix des tirés est fixé à la page selon les possibilités financières d'impression de la société.